ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

190544

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIX

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MEDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1904

Droits de traduction et de reproduction réservés.

505.44
Ann. sc.
t. 19
1904

RECHERCHES

SUR

L'ANATOMIE COMPARÉE DES ACARIENS PROSTIGMATIQUES

Par SIG THOR

INTRODUCTION

A. — Remarques préliminaires sur la systématique des Acariens.

Avant de commencer ce travail, je crois utile de faire tout d'abord quelques remarques préliminaires sur la classification des Acariens.

C. Linné [**137**] (1) n'admettait de ce groupe que le seul genre *Acarus*, qu'il plaçait dans la classe des Insectes. Les Acariens (mites) furent longtemps placés, par les anciens zoologistes, parmi les « Insectes aptères » ; il en fut ainsi jusqu'en 1796. Ce fut alors que Latreille [**131**] établit le groupe des « Acéphales » (= Acères, 1806), et Lamarck [**129**] celui des « Arachnides palpistes » (1801), parmi lesquels nous trouvons des Acariens. Latreille [**133**] divisait, dès 1806, l'ordre des Acères (= Acariens) en quatre familles :

1. Acaridiæ (*Trombidium*, *Erythræus*, *Gamasus*, *Oribata*, *Acarus*),
2. Riciniæ (*Sarcoptes*, *Cheyletus*, *Smaris*, *Bdella*, *Argas*, *Ixodes*, *Uropoda*),
3. Hydrachnellidæ (*Eylaïs*, *Hydrachna*, *Limnochares*),
4. Microphthira (*Caris*, *Leptus*, *Astoma*),

division qui ne peut être maintenue.

(1) Les nombres entre crochets [ ] renvoient à l'index bibliographique, p. 168.

Il y a eu, depuis, de nombreuses classifications des Acariens.

Hermann (1804) [**92**], Leach (1814) [**134**], Cuvier et Latreille (1829, règne animal) [**54**], van Heyden (1826) [**95**] et Sundewall (1833) [**261**], ne font pas réaliser de grands progrès à cette classification.

Ce furent surtout Dugès (1834) [**62**] et C. L. Koch (1842) [**107**] qui inaugurèrent, pour celle-ci, une « ère moderne ». Leurs systèmes sont essentiellement fondés sur les différences des palpes (Dugès), des pattes, des mandibules, des palpes et des habitats (Koch).

Il y a encore eu, depuis, de nombreux autres systèmes de classification. Citons ceux de :

Walkenaer et Gervais (1844, *Hist. naturelle*), Nicolet (1854) [**179**], Scheuten (1857) [**217**], Fürstemberg (1861) [**75**], Donnadieu (1875 et 1877) [**59** et **60**], Mégnin (1876 et 1880) [**146**], P. Kramer (1877) [**124** et **127**], Murray (1877) [**170**], G. Canestrini (1877, 1885 et 1891) [**40**, *a* et *b*], G. Haller (1881) [**82**, **84**, **86**], A. D. Michael (1883, 1902) [**152** et **157**], Claus (1884) [**44**], A. Berlese (1885, 1893, 1897) [**19**, **20**, **21**], A. C. Oudemans (1886) [**184**], E. L. Trouessart (1892) [**269**], Nathan Banks (1894) [**173**], E. Perrier (1895) [**188**], E. Haeckel (1896) [**81**].

Ce fut Kramer, qui, en 1877, introduisit un nouveau point de vue dans ces classifications, en s'inspirant de la présence ou de l'absence des trachées, et de la position des ouvertures trachéennes (stigmates). Les grands groupes (ordres), du système de Kramer, sont établis à peu près ainsi :

A. — **Atracheata** : I, *Acaridæ* = *Astigmata*.

B. — **Tracheata** : II, *Metastigmata* ; III, *Mesostigmata* ; IV, *Oribatinæ* = *Cryptostigmata* ; V, *Prostigmata*.

Le point de vue de Kramer, quoique très discuté, est conservé, avec quelques modifications, dans les classifications modernes, tout au moins pour l'établissement des grandes coupures (ordres ou sous-classes). Les grands acarologistes, comme Canestrini [**40**], Michael [**152**], et Trouessart [**269**] l'ont critiqué et modifié.

Canestrini [40] est celui qui s'en rapproche le plus; il crée un nouvel ordre (*Hydracarina*), pour trois familles d'Acariens aquatiques, celles des *Hydrachnidæ*, des *Limnocharidæ* et des *Halacaridæ*. Il n'est pas naturel de séparer ces familles de l'ordre des *Prostigmata*.

Les ordres de Canestrini sont les suivants : I, *Astigmata* (9 familles) ; II, *Hydracarina* (3 familles) ; III, *Prostigmata* (11 familles) ; IV, *Cryptostigmata* (3 familles) ; V, *Metastigmata* (2 familles) ; VI, *Mesostigmata* (6 familles).

Michael [152] admet les deux grands groupes des *Atracheata* et des *Tracheata* (1), mais il introduit, d'après Mégnin [146], la notion de l'origine du squelette (pour les *Tracheata*), et celle du nombre de pattes (pour les *Atracheata*), comme seconde base de division.

Pour la première subdivision des *Tracheata*, je ne puis admettre cette classification d'après le squelette. Je trouve d'abord douteux que le nom de *squelette* soit correct pour des formes à peau molle (par exemple : *Linopodes*, *Scirus*, *Cheyletus*, *Erythræus*, *Tarsotomus*, etc.) ; et, ensuite, si l'on voulait employer ce nom pour les parties chitineuses dures, il ne serait pas toujours vrai que le squelette soit formé de selérites (ou épimères). Chez les *Rhyncholophidæ* et les *Trombidiidæ* proprement dits, une importante partie du squelette se développe tout à fait indépendamment des épimères. Chez les *Lebertia*, *Frontipoda*, et plusieurs Acariens d'eau douce,

(1) I. Atracheata.
1. Les deux paires de pattes postérieures atrophiées : *Phytoptidæ*.
2. Les quatre paires de pattes développées : *Demodicidæ*, *Artisconidæ*, *Sarcoptidæ*, *Tyroglyphidæ*.

II. Tracheata.
3. Squelette, formé de *selérites* (= épimères de Mégnin), développé dans une peau molle.
a) Palpes atrophiés. Pattes de cinq articles : *Myobiidæ*.
b) Palpes ravisseurs ou ancreurs; stigmates placés près du rostre (*Prostigmata*) : *Limnocharidæ* (+ *Halacaridæ*), *Hydrachnidæ*, *Cheyletidæ*, *Trombididæ*.
4. Squelette formé par un sternum rigide, relié à une plaque dorsale au moins en partie rigide : *Oribatidæ*, *Ixodidæ*, *Gamasidæ*.

le squelette se développe bien aux dépens des épimères; mais dans beaucoup d'autres et surtout chez *Acercus*, (*Piona*), *Forelia*, *Sperchon*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Panisus*, *Midea*, *Mideopsis*, *Arrhenurus*, on trouve souvent des plaques dures qui se développent en différents endroits du corps sans aucune communication avec les épimères, et qui peuvent constituer une enveloppe pour tout le corps, y compris même les épimères.

Enfin, les palpes ne sont pas « ravisseurs » ou « ancreurs » chez tous les *Trombidiidæ* et *Hydrachnidæ* (je prends ici ces deux termes dans le sens de Michael). Les genres *Bdella*, *Eupodes*, *Smaris*, *Limnochares*, *Piersigia*, *Oxus*, *Frontipoda*, et plusieurs autres, ont des palpes très faibles et très minces, incapables de saisir ou de perforer une proie.

En raison de ces circonstances, je ne puis accepter le système de Michael.

L' « essai de classification nouvelle » de Trouessart (1892) [269] emprunte beaucoup au système de Kramer; mais il sépare des autres familles les *Demodicidæ* et les *Phytoptidæ*, et les réunit dans un ordre à part : celui des *Vermiformia*. Il considère les *Acaroidea* comme formant une sous-classe.

Les grands groupes de Trouessart sont les suivants (en commençant par les inférieurs) :

Ordo I. — Abdomen distinct du *céphalothorax*, annelé en forme de queue. Pas de trachées..... Vermiformia.
A. *Tetrapoda*.
1. *Phytoptidæ*.
B. *Octopoda*.
2. *Demodicidæ*.
Ordo II. — Abdomen entier soudé et confondu avec le céphalothorax..... Acarina.
C. *Astigmata*.
3. *Sarcoptidæ*.
D. *Metastigmata*. — Trachées s'ouvrant à la partie postérieure du corps à la base des pattes. Squelette ayant pour *base* un *sternum* ou plastron ventral.
4. *Oribatidæ*.
5. *Ixodidæ*.
6. *Gamasidæ*.

E. *Prostigmata.* — Trachées s'ouvrant à la partie antérieure du corps (rostre ou thorax), mais atrophiées dans les types aquatiques. Squelette ayant pour base des épimères.

7. Rostre à palpes libres, inermes (palpes tactiles); mandibules en pinces (chélicères) : *Bdellidæ* (+ *Eupodidæ*).
8, 9, 10. Palpes libres, armés (palpes ravisseurs); mandibules en crochets ou styliformes.
8. Marins, *Halacaridæ*.
9. D'eau douce, *Hydrachnidæ*.
10. Terrestres, *Trombididæ* (sous-familles : *Limnocharinæ*, *Cæculinæ*, *Tetranycinæ*, *Scirinæ*, *Cheyletinæ*, *Trombidinæ*, *Erythræinæ*).

J'accepte ces « ordres » de Trouessart en coordonnant les *Vermiformia* avec les autres, conformément au tableau suivant :

Ordre (ou *sous-classe*)	I.	— *Acarina vermiformia* (*astigmata*).
—	II.	— *Acarina sarcoptina* (*astigmata*).
—	III.	— *Acarina metastigmata.*
—	IV.	— *Acarina prostigmata.*

C'est surtout dans la classification des *Prostigmata* que je ne puis être d'accord avec Trouessart. Il n'est ni naturel, ni justifié, quant aux affinités, de diviser les ordres d'Acariens en familles d'après leur habitat; il en serait de même, du reste, pour les autres animaux. Il existe des Acariens marins (*Pontarachna*, *Nautarachna*), qui ne sont pas des *Halacaridæ*, et, inversement, il existe des *Halacaridæ* d'eau douce. Parmi les Acariens « terrestres » de Trouessart se trouvent des formes aquatiques (*Limnocharidæ*), ou semi-aquatiques (*Smaris*, *Rhyncholophus norvegicus*). On peut également trouver des Acariens d'eau douce parmi les *Metastigmata* (*Notaspis*, *Hermannia*).

Kramer et plusieurs auteurs avec lui ont signalé des relations étroites entre certains genres d'*Hydrachnidæ*, de *Trombidiidæ* et de *Rhyncholophidæ*. D'autre part, il existe de grandes différences entre plusieurs des genres de *Trombididæ* de Trouessart; il en est de même parmi les *Hydrachnidæ*. On pourrait donc, tout aussi bien, supprimer la famille des *Hydrachnidæ* et incorporer ses genres parmi les *Trombidiidæ*. Tout au contraire, j'estime nécessaire —

comme l'ont déjà fait partiellement KRAMER, CANESTRINI, BERLESE, et autres auteurs — de refondre les anciennes familles des *Trombidiidæ* et des *Hydrachnidæ*, et d'en établir un plus grand nombre. Les différences que j'ai trouvées dans leur anatomie interne viennent à l'appui de cette proposition.

Je me suis déjà élevé, en parlant du système de MICHAEL, contre le terme de « squelette ayant pour base des épimères » (Voy. ci-dessus, p. 3).

Il me reste à critiquer encore trois termes dans les définitions des *Prostigmata* et des *Hydrachnidæ* de TROUESSART.

Il n'est pas juste de dire que les trachées sont « atrophiées » dans tous les types aquatiques ; au contraire, on y trouve un grand nombre de trachées bien développées. Les palpes maxillaires des *Trombidiidæ* et des *Hydrachnidæ* ne sont pas toujours ravisseurs (ou armés), exemples : les *Smaris*, *Limnochares*, *Piersigia*. Enfin, TROUESSART dit que, contrairement aux mandibules en pinces (chélicères) des *Bdellidæ*, les *mandibules* des *Hydrachnidæ* sont en crochets, ou styliformes. Ceci est vrai pour un grand nombre de genres (par exemple : *Eulaïs*, *Hydrachna*, *Hygrobates*, *Megapus*), mais il en est plusieurs qui ont des mandibules en pinces, ou plutôt avec une pince rudimentaire (*Thyas*, *Hydryphantes*, *Sperchon*, *Limnesia*, *Lebertia*), ce qui permet de conjecturer que ces genres dérivent de formes à pince développée.

Ces remarques peuvent attirer l'attention sur ce fait qu'il est difficile d'établir des classifications de grands groupes très compliqués, d'après un ou deux caractères seulement. A mon sens, il faut en employer plusieurs, et mieux connaître l'organisation des animaux comparés.

J'espère aussi que mes « recherches » pourront encore servir à donner quelques indications utiles pour la découverte des affinités de certains genres et familles de *Prostigmata*.

Je ne veux pas terminer ces remarques préliminaires sans ajouter quelques mots sur la question ardue, et très discutée,

de l'origine des Acariens, et de leurs affinités avec les autres Arthropodes.

Certains auteurs : BERTKAU [33], WAGNER [284], TROUESSART [269], PERRIER [188], R. HERTWIG [194], HAECKEL [81], et plusieurs autres, considèrent les Acariens comme formant un *ordre* de la classe des *Arachnoidea*, et comme étant des formes dégradées par le parasitisme. D'autres auteurs : MICHAEL [152], BERNARD [28 et 29], les considèrent comme des *Arachnoidea*, mais non comme dérivés des Araignées proprement dites par dégénérescence. KENNEL [102] fait dériver les Acariens (comme tous les *Arachnoidea* en général) des Myriapodes. G. HALLER [84] et CANESTRINI [40, *a* et *b*] les séparent des *Arachnoidea*, et en font une classe à part, plutôt liée aux Crustacés (1).

La première de ces théories, appuyée surtout par l'autorité de BERTKAU, a régné pendant des années dans les plus célèbres traités de zoologie (R. HERTWIG, Ed. PERRIER, CLAUS, HAECKEL). On croit que les Acariens descendent d'Araignées plus élevées, et sont des formes réduites et dégradées par le parasitisme. Cette théorie se laisse peut-être soutenir pour quelques genres inférieurs et parasites; mais, pour la plupart des Acariens supérieurs, il s'élève contre elle des difficultés dont on n'a pas, d'ordinaire, tenu un compte suffisant.

Résumons rapidement les caractères essentiels sur lesquels on a basé l'hypothèse de la descendance des Acariens aux dépens des Araignées.

TROUESSART [269 (p. 24 et suiv.)] a discuté les affinités des Acariens en comparant leur embryon (d'après Claparède [43]) à celui des Araignées typiques (Aranéides), et il trouve « que la seule différence provient de ce que la quatrième paire de pattes se montre déjà dans l'œuf chez les Arachnoïdes, tandis que chez les Acariens cette quatrième paire n'apparaît qu'après la sortie de l'œuf et dans le cours des métamorphoses. Il ne semble donc pas nécessaire, ni même utile de

(1) Cf. RAY LANKESTER, *Limulustheorie* [205].

faire des Acariens une classe à part distincte de celle des Arachnides. »

Je trouve au contraire que cette différence dans le développement embryonnaire et larvaire parle du moins *contre* cette descendance des Acariens par *dégradation*.

Si l'on pouvait conclure d'après les faits cités, relatifs à l'embryogénie et au développement post-embryonnaire, il serait probable que les ancêtres des Acariens auraient eu trois paires de pattes. Si, contrairement aux faits, les jeunes Araignées avaient trois paires de pattes, et que les larves d'Acariens en eussent quatre, la théorie de la descendance par dégénération serait plus plausible. Ces faits ne prouvent ni pour ni contre la théorie des affinités en général, entre les Acariens et les Araignées.

Dans le *Lehrbuch der Zoologie* de R. Hertwig [94] (5e édition, p. 450-451), les affinités des Acariens avec les *Arachnoidea* sont indiquées par le passage suivant :

« Les Acariens (« Milben ») nous donnent une clef pour la compréhension des *Arachnoidea* aberrants et dégénérés. Ils ont perdu, par suite de la réunion de l'abdomen et du céphalothorax, le dernier indice de segmentation. Toutefois leur affinité intime avec les Acariens est indubitable ; elle est prouvée, avant tout, par la présence de six paires d'appendices : deux paires d'appendices buccaux, et quatre paires de pattes, ce par quoi les Acariens parasites se distinguent de suite des Insectes parasites, qui sont hexapodes. »

Wagner [284] place les Acariens parmi les *Arachnida*, comme des formes dégénérées, et ceci surtout parce que leurs tubes de Malpighi et leurs trachées diffèrent des organes semblables chez les Insectes. Il s'exprime ensuite ainsi à leur sujet (p. 150) :

« Les Acariens constituent des formes très dégénérées, dont la dégénération se manifeste principalement par les particularités suivantes :

« 1° La segmentation du corps fait défaut, et tous les segments sont fondus en un seul ;

« 2° Par suite de ce manque de segmentation les muscles des parois du corps sont dégénérés;

« 3° La partie abdominale du corps devient relativement insignifiante;

« 4° Chez quelques Acariens, les griffes des pattes font défaut;

« 5° Le cœur, quand il existe, présente une forme particulière; dans d'autres cas, il fait défaut;

« 6° Les yeux sont faiblement développés, ou font complètement défaut;

« 7° Les glandes coxales n'existent pas;

« 8° Dans plusieurs cas, l'endosternite fait défaut;

« 9° Dans certains cas, il n'existe pas de trachées. »

Wagner signale, en outre, les particularités suivantes chez les Acariens : développement considérable des muscles dorso-ventraux, centralisation du système nerveux, position exclusivement thoracique des stigmates, grand développement des tubes dits de Malpighi, forme particulière du tube digestif, stade spécial des larves avec trois paires de pattes, grande richesse de formes. Tous ces caractères indiqueraient, d'après cet auteur, que les Acariens forment un type ultime de développement.

Wagner ne veut pas faire dériver directement les Acariens des Araignées proprement dits, comme le veulent certains auteurs, mais il les fait dériver d'une autre branche des Arachnides, entre les Pseudoscorpionidés et les Solifuges.

Cette dernière hypothèse est si vague, chez Wagner, et si faiblement motivée, que je ne veux pas ici la critiquer. Parmi les 9 premiers arguments en faveur de la dégénérescence des Acariens, il s'en trouve plusieurs qui ne sont pas valables.

Tels sont les suivants :

1° On trouve une segmentation dans plusieurs Acariens, surtout parmi les plus développés (*Trombidium*, *Ottonia*, *Thyas*, *Limnesia*, *Sperchon*, *Alycus*, *Tetranychus*, *Arrhenurus*).

3° La partie abdominale du corps n'est pas *petite*. WAGNER cherche avant tout à réduire cette partie abdominale.

4°, 6°, 8° et 9° Les ongles, les yeux, l'endosternite et les trachées sont bien développés dans les Acariens élevés.

WAGNER commet, à mon sens, la faute de regarder *tous* les Acariens — dont il ne connaît apparemment que très peu de types — comme des formes dégénérées d'autres Arachnides. Il existe, il est vrai, des Acariens dégénérés; mais ceux-ci peuvent dériver d'Acariens élevés tout aussi facilement que d'autres Arachnides, et il existe plusieurs de ces genres élevés d'Acariens qui ne peuvent dériver directement des Araignées; peut-être ne dérivent-ils pas non plus des autres Arachnides connus, et encore moins du prototype hypothétique créé par M. WAGNER : le *Protarachnon*.

Je rappellerai ici quelques caractères qui rendent difficilement admissible la dérivation des *Prostigmata* supérieurs aux dépens des Araignées.

1° Leurs trachées fines sont dépourvues de spirales chitineuses, et non ramifiées;

2° Leurs stigmates et troncs trachéens sont situés dans la tête, à la base ou auprès des mandibules, arrangement étranger aux Araignées et à leurs alliés;

3° Leurs organes buccaux, surtout les mandibules, — ainsi que les mouvements dont ils sont capables — sont très différents de ce qui existe chez les Araignées;

4° Il existe, chez plusieurs *Prostigmata*, une crête (crista) pourvue d'organes sensoriels;

5° Leurs glandes « salivaires » ont un développement spécial; les glandes fibreuses de l'abdomen des Araignées font défaut chez les Acariens;

7° Les Acariens portent probablement des pattes sur l'abdomen.

8° Ils ont enfin un stade larvaire à trois paires de pattes, à l'inverse des Araignées.

Je ne puis être d'accord avec certains auteurs (WAGNER)

qui prennent pour un thorax ou un céphalothorax chaque partie du corps où il se trouve des pattes ; ce n'est là qu'une fausse analogie avec les Araignées et autres. Chez le *Trombidium*, par exemple, il y a un céphalothorax très distinctement marqué — avec des organes buccaux, des yeux, des poils sensoriels (« antennes »), et deux paires de pattes antérieures — et un abdomen, où l'on trouve des organes génitaux, l' « anus », ou l'orifice de l'organe excréteur, et deux paires de pattes postérieures.

Dans plusieurs formes d'Acariens, les limites entre ces deux parties du corps sont effacées ou même complètement disparues ; mais en cherchant bien, elles se laissent souvent retrouver.

Hæckel [**81**] écrit enfin ceci, page 679 :

« L'organisation interne (des Acariens) manifeste d'ordinaire plus ou moins de traces de réduction, ce qui est dû en grande partie à une adaptation au parasitisme. Tandis que les formes anciennes d'Acariens possèdent encore, en tout, l'organisation de leurs ancêtres (les Araignées), celle-ci devient de moins en moins reconnaissable chez les plus récents, et surtout chez les plus petits des Acariens endoparasites. Les pédipalpes se transforment en un rostre servant de suçoir. »

Hæckel ne cite ici aucun exemple. Je ne puis, chez les Acariens les plus élevés, retrouver l'organisation des Araignées. Ces Acariens possèdent, au contraire, une organisation toute spéciale. Enfin, la classification proposée par Hæckel pour le groupe auquel il donne le nom d'*Acaronia* (« Milben »), qu'il divise en 1° *Astigmaria*, et 2° *Distigmaria*, est moins naturelle que celles de Kramer, Michael et Trouessart ; les *Distigmaria* (formes à deux stigmates « ventraux ! ») renfermeraient les deux groupes des *Metastigmata* et des *Prostigmata*, qui sont les plus divergents des Acariens. Je ne puis être d'accord avec Hæckel sur cette classification.

Je n'ai pas l'intention, dans ces remarques préliminaires, de vouloir essayer de fonder une classification nouvelle de

tous les Acariens, ni d'établir des relations précises entre ceux-ci et les autres groupes d'Arthropodes ou de Chitinophores. J'ai voulu seulement indiquer qu'il n'y a pas encore de fondements solides sur lesquels on ait basé les théories des affinités des Acariens, et surtout leur origine par dégénérescence des Araignées supérieures. Les raisons données jusqu'ici sont fausses ou insuffisamment motivées.

Pour établir des relations exactes et des classifications vraiment naturelles, il faut, à mon sens, faire des recherches exactes, des études détaillées, sur l'anatomie, l'histologie et l'embryogénie, des genres ou des groupes les plus importants, et sur leurs modifications d'après les exigences biologiques. Les renseignements paléontologiques, quant aux Acariens, étant tout à fait insuffisants, l'étude de la distribution géographique des espèces est nécessaire, et pourrait, en quelque mesure, suppléer à l'insuffisance des données de la paléontologie.

C'est à la première partie de telles recherches — relatives à l'anatomie et à l'histologie comparées — que j'essaie d'apporter mes contributions. J'espère pouvoir compléter celles-ci dans la suite.

B. — Travaux anatomiques antérieurs.

Il existe plusieurs travaux sur l'anatomie des Acariens et leur développement. Quelques-uns de ces travaux ne traitent que de certaines parties du corps, notamment des pièces buccales, des appareils génitaux, ou des glandes cutanées. D'autres, d'un caractère monographique, traitent de l'anatomie complète de quelques espèces.

Je citerai ici les plus importants et les plus connus d'entre ces travaux :

1. Ant. Dugès, *Mémoires sur les Acariens*, 1834.
2. F. Dujardin, *Mémoires sur les Acariens*, 1845.
3. H. A. Pagenstecher, *Beiträge zur Anatomie der Milben*, I-II. Leipzig, 1860-61, qui contient l'anatomie complète du *Trombidium fuliginosum* et de l'*Ixodes ricinus*.

4. Ch. Robin, *Mém. zool. et anat. des Sarcoptidés*. Moscou, 1860.
5. Ed. Claparède, *Studien an Acariden*, 1868.
6. P. Mégnin, *Mém. anatomie des Sarcoptidés*, 1873.
7. P. Kramer, *Beiträge z. Natg. der Hydrachniden*, 1875, et plusieurs travaux.
8. L. Donnadieu, Recherches à l'hist. des *Tetranyches*, 1875.
9. A. Croneberg : a) *Ueber den Bau v. Eylais*, 1878;
b) *Ueber den Bau von Trombidium*, 1879.
10. G. Haller : a) *Hydrachniden der Schweitz*, 1881 ;
b) *Kenntniss der Sinnesborsten der Hydr.* 1882;
c) *Bau der vögelbew. Sarcoptiden*, 1882.
11. F. Koenike : a) *Die Bedeutung der Steissdrüsen von* Atax., 1881 ;
b) *Zur Entwickelung der Hydrachniden*, 1889;
c) *E. Hydrachnide aus schwach salzhaltigem Wasser*, 1889;
d) *Seltsame Begattung unter Hydr.*, 1891, etc.
12. Herm. Henking, *Beiträge zur Anatomie, Entwickelungsgeschichte u. Biologie von Trombidium fuliginosum Herm.*, 1882.
13. A. Nalepa : a) *Die Anatomie der Tyroglyphen*. Wien, 1884-85 ;
b) *Die Anatomie d. Phytopten*. Wien, 1887.
14. R. v. Schaub, *Die Anatomie v. Hydrodroma* (*Hydryphantes*). Wien, 1888.
15. H. Lohmann, *Die Unterfam. der Halacaridæ*. Iena, 1888.
16. W. Winkler, *Anatomie der Gamasiden*. Wien, 1888.
17. A. D. Michael : a) *Observat. intern. Anat. of Uropoda*. London, 1889;
b) *On the variations intern. Anat., especially genit. organs, Gamasinæ*. London, 1892;
c) *British Oribatidæ*. London, 1893;
d) *Internal Anatomy of Thyas petrophilus*. London, 1895;
e) *Internal Anatomy of Bdella*. London, 1896;
f) *British Tyroglyphidæ*, I. London, 1901.
18. A. Berlese, *Ordo Prostigmata*. Patav., 1893.
19. P. Girod, *Recherches anatomiques sur les Hydr. parasites*, Atax., 1888-89.
20. Van Vleet, *On the Mouth-parts of Limnochares*. Leipzig, 1897.
21. H. Pollock, *Anatomy of Hydrachna inermis*. Leipzig, 1898.
22. E. Nordenskiöld : a) *Beitr. z. Morphol. und Systematik der Hydrachniden*. Helsingfors, 1898;
b) *Anatomie von Nörneria gigas*, 1900.
23. K. Thon, *Copulationsorg. d. H.-Gatt. Arrhenurus*, etc. Leipzig, 1900.
24. Sig Thor : a) *Eigenartige Drüsen bei Lebertia u. Limnesia*, etc. Leipzig, 1901;
b) *Unters. ü. die Haut versch. dickhäutiger Acarina*. Wien, 1902.

Quant aux *Prostigmata*, ce sont surtout les travaux de Pagenstecher, Croneberg, Henking, Schaub, et Michael, qui nous donnent des renseignements importants pour la compréhension de l'anatomie interne de ce groupe. Mais l'anatomie de la plupart des genres est encore inconnue, et même pour les espèces examinées par les auteurs précités, il reste encore beaucoup à connaître, notamment sur

l'embryogénie, la cytologie et l'histologie de plusieurs organes.

En outre, les travaux ci-dessus désignés renferment beaucoup d'erreurs, sauf ceux de Michael (sur les genres *Panisus* et *Molgus*), qui sont, au contraire, d'une grande exactitude, de telle sorte que je puis employer ses descriptions sans avoir à les corriger; mais tel n'est pas le cas pour les travaux de Pagenstecher, Croneberg, Henking, et Schaub.

Les recherches suivantes ne prétendent pas exposer l'anatomie complète de diverses familles, genres, ou espèces. Je me suis simplement assigné pour but d'éclaircir quelques questions obscures, difficiles ou peu étudiées, relatives, par exemple, à la peau, à la respiration, aux glandes, aux appareils digestifs et génitaux; je compare, en outre, les espèces terrestres à celles d'eau douce. J'espère arriver ainsi à élaborer des matériaux utiles à la connaissance des affinités des Acariens, et peut-être même, à leur origine.

En conséquence, les divers organes ne seront pas traités ici avec une importance égale. Les points sur lesquels j'ai trouvé quelques faits spécialement intéressants seront exposés en détail; sur les autres, je ne présenterai que de courtes remarques.

C. — Espèces examinées.

J'ai examiné un grand nombre d'espèces vivantes et préparées; mais je n'ai pas encore eu le temps de les étudier toutes en détail, la plupart étant très difficiles à fixer et à couper.

Voici les espèces que j'ai étudiées plus exactement :

1. *Smaris expalpis* (Hermann) ♀.
2. *Erythræus regalis* (Koch) [= Syn. *Rhyncholophus regalis*].
3. *Rhyncholophus norvegicus* Sig Thor [= Syn. *Ritteria norvegica*].
4. *Rhyncholophus vertex* Kramer [= Syn. *Ritteria vertex*].
5. *Tarsotomus Hercules* Berlese [= Syn. *Erythræus Hercules*].
6. *Anystis baccarum* (L.). [= Syn. *Actineda vitis* Schr.].
7. *Bryobia prætiosa* Koch.
8. *Trombidium holosericeum* (L.).

9. *Trombidium fuliginosum* (Herm.).
10. *Ottonia trigona* (Herm.).
11. *Euthyas longirostris* (Piers.) [= Syn. *Bradybates truncatus* Neum.].
12. *Thyas dentata* Sig Thor.
13. *Hydryphantes ruber* (De Geer).
14. *Eulaïs foraminipons* Sig Thor.
15. *Eulaïs infundibulifera* Kœnike.
16. *Hydrachna globosa* (De Geer).
17. *Sperchon brevirostris* Kœnike.
18. *Sperchon multiplicatus* Sig Thor.
19. *Lebertia brevipora* Sig Thor.
20. *Lebertia obscura* Sig Thor.
21. *Limnesia maculata* (Müller).
22. *Hygrobates longipalpis* (Herm.).
23. *Hygrobates reticulatus* (Kramer).
24. *Megapus nodipalpis* Sig Thor.
25. *Curvipes fuscatus* (Herm.).
26. *Neumania spinipes* (Müller).
27. *Arrhenurus pustulator* (Müller).

Les espèces suivantes m'ont donné aussi des renseignements supplémentaires, utiles pour comprendre quelques points dans l'organisation des Acariens.

28. *Rhyncholophus quisquiliarum* (Herm.).
29. *Molgus littoralis* (L.). [= Syn. *Bdella basteri* Mich.].
30. *Bdella egregia* Koch.
31. *Linopodes motatorius* (L.).
32. *Eupodes fasciola* Koch.
33. *Rhagidia coarctata* (Koch).
34. *Ottonia pexata* (Koch).
35. *Ottonia purpurea* (Koch).
36. *Thyas Stolli* Kœnike.
37. *Piersigia limophila* Protz.
38. *Limnochares aquaticus* (L.).
39. *Diplodontus despiciens* (Müller).
40. *Eulaïs undulosa* Kœnike.
41. *Hispidosperchon elegans* Sig Thor.
42. *Pseudosperchon verrucosus* Protz.
43. *Teutonia primaria* Kœnike.
44. *Lebertia inæqualis* (Koch).
45. *Lebertia porosa* Sig Thor.
46. *Lebertia sparsicapillata n. sp.* Sig Thor.
47. *Oxus ovalis* (Müller).
48. *Frontipoda musculus* (Müller).
49. *Atractides anomalus* Koch.
50. *Mideopsis orbicularis* (Müller).
51. *Limnesia histrionica* (Herm.).
52. *Limnesia undulata* (Müller).
53. *Hygrobates albinus* Sig Thor.
54. *Tiphys lutescens* (Hermann).

55. *Forelia cassidiformis* Haller.
56. *Curvipes Bruzelii* Sig Thor.
57. *Curvipes rotundus* (Kramer).
58. *Curvipes laminatus* Sig Thor.
59. *Neumania vernalis* (Müller).
60. *Hydrochoreutes ungulatus* Koch.
61. *Atax crassipes* (Müller).
62. *Arrhenurus emarginator* (Müller).
63. *Arrhenurus errator* Sig Thor.
64. *Arrhenurus globator* (Müller).
65. *Aturus scaber* Kramer.
66. *Hjartdalia runcinata* Sig Thor.
67. *Brachypoda versicolor* (Müller).

Ces espèces appartiennent aux familles suivantes :

I. *Rhyncholophidæ* (*Erythræus*, *Rhyncholophus*).
II. *Anystidæ* (*Anystis*, *Tarsotomus*).
III. *Tetranychidæ* (*Bryobia*, *Tetranychus*).
IV. *Trombidiidæ* (*Trombidium*, *Ottonia*).
V. *Hydryphantidæ* (*Hydryphantes*, *Thyas*, *Euthyas*, *Diplodontus*, *Panisus*).
VI. *Limnocharidæ* (*Limnochares*, *Piersigia*).
VII. *Eulaïdæ* (*Eulaïs*).
VIII. *Hydrachnidæ* (*Hydrachna*).
IX. *Limnesiidæ* (*Limnesia*).
X. *Sperchonidæ* (*Sperchon*, *Hispidosperchon*, *Pseudosperchon*).
XI. *Lebertiidæ* (*Lebertia*, *Oxus*, *Frontipoda*).
XII. *Atractideidæ* (*Atractides*, *Mideopsis*).
XIII. *Bdellidæ* (*Bdella*, *Molgus*).
XIV. *Eupodidæ* (*Eupodes*, *Rhagidia*, *Linopodes*).
XV. *Hygrobatidæ* (*Hygrobates*, *Megapus*).
XVI. *Pionidæ* (*Tiphys*, *Forelia*).
XVII. *Curvipedidæ* (*Curvipes*).
XVIII. *Atacidæ* (*Atax*, *Neumania*, *Hydrochoreutes*).
XIX. *Arrhenuridæ* (*Arrhenurus*).
XX. *Brachypodidæ* (*Brachypoda*).
XXI. *Aturidæ* (*Aturus*, *Hjartdalia*).
XXII. *Smaridæ* (*Smaris*) *nov. fam.*

Pour le genre *Smaris*, je trouve nécessaire d'établir une nouvelle famille : celle des *Smaridæ*, différente de celle des *Rhyncholophidæ* (Cf. p. 49).

Les caractères les plus remarquables de cette nouvelle famille des *Smaridæ* sont les suivants :

Rostre tout à fait invaginable dans le corps ; palpes très petits, sans appendice tactile ; mandibules apparemment styliformes, mais pourvues d'une pince tout à fait rudimen-

taire; pas de crête, mais des poils auditifs; ouverture sexuelle munie de ventouses; peau avec une couche fibrillaire particulière; pas de stigmates ni de troncs trachéens, mais des trachées fines.

Il m'est impossible de décider dès à présent si le genre *Smaridia* appartient ou non à cette même famille, parce que je ne possède pas d'exemplaires de ce genre.

D. — Technique.

Autant que possible, j'ai étudié des Acariens vivants, sous le microscope ; cette méthode donne de bons résultats, surtout avec certains Acariens aquatiques, dont la peau est suffisamment transparente. De telles observations présentent l'avantage de ne pas altérer les tissus, comme c'est le cas avec l'emploi des réactifs; mais, d'un autre côté, elles ne permettent pas de bien différencier les tissus et leurs cellules.

Les dissections ne peuvent se pratiquer que sur de grandes espèces ; elles sont surtout utiles pour faire connaître la disposition des organes.

La coloration d'animaux vivants (par exemple avec le bleu de Méthylène, le rouge-Congo, le vert de Méthyle, l'hématoxyline de Delafield) sont employables notamment pour les Acariens aquatiques, mais les résultats n'en sont pas très bons. Quant aux injections à l'encre de Chine, elles sont ici d'une exécution très difficile.

C'est surtout la méthode des coupes qui doit être employée. Il est bien connu que plusieurs Acariens sont très difficiles à fixer et à couper ; les meilleurs fixateurs ne sont pas assez pénétrants, et les organes internes se brisent à la coupe par suite de la résistance et de la rupture de la chitine. On ne peut donc obtenir qu'un très petit nombre de coupes excellentes.

J'ai fait essai d'un grand nombre de fixateurs et de colorants.

Pour les Acariens prostigmatiques, ce sont surtout les fixateurs suivants qui m'ont réussi :

1° Alcool à 60-80° ;

2° Acide acétique, 10 parties ; alcool à 70°, 90 parties ;

3° Sublimé, en solution aqueuse saturée et chaude, suivi de conservation dans l'alcool à 80° et lavage à l'iode ;

4° Liquide de Gilson ;

5° — de Perenyi ;

6° — de Flemming ;

7° — de Lindsay (Johnston) ;

8° — de Roule (sublimé acétique).

Je ne puis recommander l'acide picrique sulf. comme l'a fait Michael [156]. Les liquides de Flemming et Lindsay, et tous les mélanges usuels d'acides chromique et osmique, ne pénètrent pas bien la chitine. Il faut pratiquer une incision, ou même plusieurs, pour faciliter la pénétration instantanée du liquide fixateur. Les tissus sont effectivement modifiés par les réactifs, comme plusieurs auteurs l'ont signalé dans ces dernières années (Pettit et Girard [190] p. 214) ; c'est pourquoi un même tissu peut revêtir différents aspects dans les exemplaires d'une même espèce, ceux-ci étant capturés au même endroit et dans des circonstances identiques, mais fixés par divers agents.

J'ai également observé que la durée de conservation a une certaine importance, et, dans ces derniers temps, j'ai noté, pour chaque exemplaire, non seulement le fixateur employé et la durée de fixation, mais encore la durée de la conservation qui a suivi.

Les manipulations ultérieures au fixage : passage dans les alcools, dans le xylène ou le toluène, inclusion à la paraffine, entraînent également des altérations, surtout lorsqu'une température très élevée (58-60°) est nécessaire. Dans ce dernier cas, les gouttes de graisse contenues dans les cellules — pour ne citer que cet exemple — disparaissent souvent. Le séjour prolongé dans la paraffine chaude (45-52°) ne paraît pas altérer gravement la structure des cellules.

A titre d'expérience, j'ai conservé quelques échantillons dans le xylène pendant huit mois. Ils étaient indubitablement altérés, mais, cependant, ils n'étaient pas très endommagés.

Les petits animaux très durs sont difficiles à couper au collodion. De telles coupes sont ordinairement trop épaisses, et de grands lambeaux se détachent parfois sous l'action du rasoir.

Je fais ordinairement des coupes en série avec la paraffine à 52, 54 ou 58°. J'ai parfois isolé quelques organes avant de les fixer, mais ceci est difficile chez les très petits animaux, parce que les tissus sont enchevêtrés et très fragiles ; ils se déchirent facilement, et alors la substance cellulaire s'écoule.

J'ai coloré quelques exemplaires *in toto*, par des carmins (paracarmin, carmin boracique) ou par des hématoxylines (hémalun de Mayer, hématoxyline de Delafield), mais la pénétration de ces matières colorantes est capricieuse. C'est pourquoi j'ai surtout employé des colorations de coupes sur lames, méthode qui, d'ordinaire, donne les meilleurs résultats.

Comme colorants nucléaires, je me suis surtout servi de l'hémalun de Mayer, de l'hématoxyline de Delafield, de l'hématoxyline au fer de Heidenhain, de la safranine, du bleu de toluidine, de la thionine, du bleu de Unna, du vert de méthyle, du violet de gentiane, du mélange de Benda, du carmin boracique, et du carmin aluné. La différenciation ultérieure est obtenue par l'eau, l'alcool chlorhydrique (alcool à 70° additionné de quelques gouttes d'acide chlorhydrique), ou par la fuchsine acide, le rouge-Magenta, ou l'acide picrique.

Ordinairement, j'ai préféré l'emploi des colorations triples : hématoxyline de Delafield, fuchsine acide et orange G ; ou encore : mélange de Benda, rouge-Magenta, et acide picrique ; ou enfin le mélange triacide d'Erlich. Les colorations par la méthode classique : hématoxyline-éosine, ne

m'ont pas bien réussi, de même que les imprégnations à l'argent.

Il convient de faire remarquer que certaines espèces (*Diplodontus despiciens*, par exemple) sont difficiles à colorer. Quoique fixées de la même manière que d'autres espèces, leurs tissus n'absorbent que peu de colorant ; je ne puis expliquer nettement ces phénomènes, les substances spécifiques contenues dans les cellules de ces animaux étant inconnues.

Les Acariens prostigmatiques, dont j'ai eu besoin pour mes recherches, sont très rares dans les collections des musées et des laboratoires ; ils sont souvent, en outre, incorrectement déterminés et mal fixés. J'ai donc dû rechercher moi-même tous les exemplaires nécessaires à mes études ; j'en ai recueilli le plus grand nombre en Norvège, et le reste (parmi lequel se trouvent aussi de nouvelles espèces), en Allemagne, en Suisse, et surtout en France.

Mes recherhe s ont été poursuivies dans des laboratoires justement célèbres ; tel est celui que dirige, à Vienne, M. Hatschek avec l'assistance de MM. Schneider et Joseph ; tel est celui que dirige, à Paris, M. Edmond Perrier avec l'assistance de MM. H. Gervais et A. Pettit ; tel est encore celui de M. Kœhler, à Lyon, avec MM. Darboux, Vaney et Conte pour assistants ; tel est enfin celui de M. Yung, à Genève. Je remercie ces Messieurs de tout mon cœur pour l'aimable hospitalité qu'ils ont bien voulu m'accorder.

Je signalerai, enfin, qu'un grand nombre de mes dessins ont été achevés par les habiles crayons de MM. Cassas et Nicolet, et de Mlle Philastre.

CHAPITRE I

LA PEAU

La cuticule de la peau des Acariens prostigmatiques a souvent été décrite par des systématiciens, en raison de ce qu'elle présente des caractères importants pour la détermination. Parmi ces caractères, nous pouvons citer les suivants : différence de dureté et d'épaisseur de la peau, formes différentes des plaques cutanées (crête, épimères, plaques dorsales, génitales, anales, buccales), tubérosités et poils du tronc, des pattes et des palpes, pores glandulaires, etc. Ces descriptions sont fort intéressantes en ce qu'elles font assister aux variations innombrables, et souvent étonnantes, de ces petits êtres.

Les recherches anatomiques et histologiques sur l'hypoderme et la cuticule ont été faites, surtout, par Pagenstecher [**187**], Kramer [**123**], Haller [**82**], Croneberg [**49**], Henking [**89**], v. Schaub [**216**, *a*], Lohmann [**139**], Michael [**152**, **154**, **157**], Nordenskiöld [**181**], Pollock [**200**] et Sig Thor [**249**].

Mes recherches antérieures ont été faites sur le *Trombidium holosericeum* (L.), l'*Arrhenurus pustulator* (Müller), la *Lebertia obscura* S. T., et la *Lebertia brevipora* S. T., chez lesquels j'ai trouvé trois ou quatre couches, plus ou moins distinctes, qui sont les suivantes : 1° l'épiostracum ; 2° l'ectostracum ; 3° l'hypostracum ; 4° l'hypodermis.

Comme je l'ai indiqué dans ce précédent travail [**249**, p. 2], j'ai partiellement adopté les termes de Huxley, pour les couches de la peau, termes introduites dans l'anatomie des Acariens par Michael, le célèbre acarologiste anglais. Je trouve cependant utile d'y apporter quelques modifications. C'est ainsi que j'emploie le mot *hypoderme*, au lieu de celui d'*endostracum*, pour désigner la couche interne de cellules mères (matrix). Je dois encore faire remarquer que l'*épio-*

stracum et l'*ectostracum* se laissent souvent, chacun, distinguer en deux couches.

Les termes employés par les différents auteurs qui ont traité des Arthropodes ne coïncident pas entre eux; j'en propose un essai d'identification dans le tableau suivant :

1. *Épiostracum.*
1 a) *Tectostracum* = *Aüsserste Lage* = *chitine achromatique* de Duboscq [61].
1 b) *Epiostracum* proprement dit = *Aussenlage* = *couche basophile* ou *chromophile* de Duboscq.
2. *Ektostracum.*
2 a) *Ektostracum* proprement dit = *Mittellage* = *couche lamelleuse acidophile* de Duboscq.
2 b) *Hypostracum* = *Innenlage.*
3. *Hypodermis* = *Endostracum* de Huxley et Michael = *Matrixlage.*

Dans les couches n°s 1 et 2 des formes que j'ai décrites (*Trombidium*, *Arrhenurus*, *Lebertia*), il existe des pores ou des chambres dans lesquels on trouve (chez les *Trombidium* et les *Arrhenurus*) des cellules hypodermiques et des leucocytes immigrés. Mais, parmi les Acariens prostigmatiques, il se trouve d'autres formes dont la peau est tout à fait différente, et beaucoup plus simple. Pour faciliter les descriptions, je crois bon de répartir les diverses sortes de peaux suivant quatre types, qui présentent — il faut se le rappeler — de nombreuses formes transitoires. Ces types que j'étudierai en détail, sont les suivants :

A. Peau molle et fine, dépourvue de pores distincts en dehors des orifices des glandes.

B. Peau relativement molle, mais épaisse, avec de nombreux petits pores.

C. Peau épaisse et souvent dure, avec de grands pores, ou chambres, dans la chitine.

D. Peau du genre *Smaris*.

A. — Au premier type se rattachent de nombreuses formes, appartenant surtout aux Acariens terrestres, par exemple les *Linopodes*, *Eupodes*, *Rhagidia*, *Molgus*, *Scirus*, *Bdella*, *Anystis*, *Tarsotomus*, *Bryobia*, *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Hydrachna*, *Limnochares*, *Piersigia*, *Diplodontus*,

Eulaïs, *Curvipes*, *Tiphys*, *Acercus*, *Thyas*, *Hydryphantes*, *Megapus*, *Atax*, *Neumania*, *Limnesia* et *Hygrobates*.

Michael [156] a brièvement décrit cette sorte de peau dans les genres *Bdella* et *Molgus*. D'après sa description, la peau de ceux-ci est très semblable à celle des genres *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Linopodes*, *Piersigia*, *Tiphys*, et *Bryobia*.

J'ai pris comme type la peau de l'*Erythræus regalis* (Koch), et celle du *Rhyncholophus vertex* ; leur structure histologique est simple (fig. 13 et 14).

1. L'hypoderme repose sur une membrane basale mince (fig. 13, *m. b.*) avec des noyaux fusiformes distincts et forme une couche mince de cellules plates, polyédriques, dont les contours sont souvent très difficiles à distinguer. Sur des coupes transversales de la peau (fig. 14, *hyp.*) les cellules se montrent d'une longueur (5 μ) presque double de leur épaisseur (3 μ). Elles se colorent fortement par l'hémalun de Mayer, l'hématoxyline de Delafield, le bleu de Unna, la thionine, le bleu de toluidine, le mélange de Benda et autres colorants semblables. Leurs noyaux sont arrondis, très petits, et d'une structure difficile à distinguer ; ils se colorent énergiquement. La chromatine y est abondante, et rassemblée surtout dans la partie centrale.

On distingue, en quelques endroits, des trachées qui arrivent jusqu'à l'hypoderme, et des leucocytes qui se placent au côté interne de cet hypoderme et paraissent souvent lui être accolés. Mais ordinairement, sur les coupes la membrane basale est séparée de l'hypoderme, et les leucocytes sont accolés contre cette membrane ou se trouvent entre celle-ci et les organes internes, comme le tube digestif (fig. 13).

Dans les individus vivants, dont la peau est assez transparente (*Limnesia*, *Atax*, *Neumania*, *Hygrobates*, *Curvipes*, *Tiphys*), on peut fréquemment observer les mouvements amiboïdes des leucocytes, qui rampent sur la face interne de la peau ou sur les organes. En dedans de l'hypoderme, se trouvent différents organes : des diverticules du tube digestif, des glandes, l'organe excréteur, ou encore des rami-

fications des ovaires (« *Fettkörper* » de Henking) ou des testicules (*Limnesia*, *Hydrachna*, *Eulaïs*, *Limnochares*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Anystis*, *Tiphys*, *Curvipes*, *Neumania*, *Atax*, *Megapus*, *Acercus*, *Rhyncholophus*, *Trombidium*).

2. La couche chitineuse est également très mince dans plusieurs de ces espèces (chez l'*Erythræus regalis* d'environ 4 μ). On ne peut qu'avec peine y distinguer deux couches : l'*épiostracum* et l'*ectostracum* ; et encore ceci est-il presque impossible dans les genres *Anystis*, *Linopodes*, *Bdella*, *Scirus* et *Molgus*. Sur les coupes de l'*Erythræus regalis* (Koch), l'épiostracum se distingue parfois bien de l'ectostracum ; on peut même trouver des régions où ces deux couches sont séparées par un espace. Dans ces cas, on voit que l'épiostracum représente la couche la plus mince, et qu'il est ondulé et achromatique. A l'état naturel, ses ondulations sont remplies par de petits prolongements de l'ectostracum, qui est lisse du côté interne, mais rugueux du côté externe.

En raison de cette structure, l'extérieur de la peau semble strié de lignes très fines, qui, sur les coupes, se montrent comme des plis ou comme de petites pointes. Michael [156] (p. 522 et fig. 33, 34) a décrit une structure semblable dans le genre *Molgus* (*Bdella*).

Dans le *Rhyncholophus vertex* (fig. 14) et le *R. norvegicus*, l'hypoderme est tout à fait semblable, mais la cuticule est beaucoup plus épaisse (chez le *R. vertex* d'environ 8 μ) et les plis sont moins élevés. Les poils, dans les deux genres *Rhyncholophus* et *Erythræus*, sont fixés à la fois dans les deux couches chitineuses et soutenus par des anneaux de chitine plus dure. Les poils du *Rhyncholophus norvegicus* sont courbés, minces, et lisses ; dans le *R. vertex* et l'*Erythræus regalis*, ils sont droits, épais, creux et ramifiés ou pourvus de petits poils.

Les épimères, la crête et les diverses parties du rostre sont formés d'une chitine plus épaisse, plus dure, et qui paraît striée perpendiculairement. Les pattes et les palpes sont pourvus d'une cuticule très dure, dont la structure est analogue à celle des épimères.

La partie supérieure du rostre et des trachées possède une structure particulière, présentant des plicatures grossières; je reviendrai sur ce sujet en parlant des troncs trachéens et des stigmates (p. 43-44).

La peau de l'*Hydrachna* (fig. 15) ressemble beaucoup à celle de l'*Erythræus*, mais les replis externes y sont ordinairement représentés par des gibbosités ou des papilles dentiformes, différentes selon les espèces. Ces papilles appartiennent à l'épiostracum, qui, par des colorations heureuses (surtout avec l'hémalun — fuchsine acide — orange) se distingue nettement de l'ectostracum; ce dernier paraît d'ailleurs, sur les coupes, strié longitudinalement, ceci est dû à ce qu'il est composé de plusieurs couches extrêmement minces. L'épaisseur de la peau de l'*Hydrachna globosa* est d'environ 15 μ. Les cellules de l'hypoderme sont ici un peu plus grandes que dans l'*Erythræus*. La membrane basilaire est très distincte et pourvue de noyaux en fuseau; elle se sépare souvent de l'hypoderme. On trouve parfois des leucocytes entre ces deux parties, mais surtout en dedans de la membrane; dans cette même région se trouvent aussi quelques cellules plus grandes, d'une structure uniforme, à grains très fins, pourvues de noyaux distincts plurinucléolés. Ces cellules se divisent rapidement, et l'on trouve, d'ordinaire, deux, quatre, ou un plus grand nombre de petites cellules encore réunies (fig. 15, *œn.*). Je soupçonne dans ces cellules des œnocytes à fonction glandulaire, mais ce n'est là qu'une hypothèse. M. Pollock n'a pas vu ces cellules.

Les *Hydrachna* possèdent des ventouses génitales externes et des poils génitaux; comme les Acariens d'eau douce, en général, ils ont des glandes cutanées (fig. 15, *gl. cut.*) (p. 91).

La peau du *Diplodontus* ressemble beaucoup à celle de l'*Hydrachna globosa*, mais elle se colore plus difficilement.

La peau de l'*Eulaïs* (fig. 16) présente la même ressemblance, surtout sur les coupes où les replis ou « lignes » apparaissent comme des papilles. La membrane basilaire est très mince, les cellules de l'hypoderme sont petites, et l'épio-

stracum se laisse à peine distinguer de l'ectostracum. Les petits organes cutanés (« birnförmige Sinnesorgane » de Haller) qui existent ici sont très particuliers ; leur partie supérieure s'élève au-dessus de la peau, entre les replis (fig. 16, *ce. cut.*).

Dans le *Limnochares aquaticus* (L.), toute la cuticule est mince et véritablement ondulée. Les cellules de l'hypoderme se prolongent dans les replis.

Les grands replis de la peau, qui sont si manifestes, à première vue, dans les *Bryobia*, forment ici de véritables ondulations de toute la cuticule. L'hypoderme, au contraire, n'y est pas ondulé, et n'envoie pas de prolongement dans les replis ; il présente une surface uniforme comme dans la plupart des genres de ce groupe.

Il existe plusieurs genres d'Acariens, terrestres ou d'eau douce, dont la peau est presque identique à celle que j'ai décrite chez l'*Erythræus*, le *Rhyncholophus*, l'*Hydrachna* et l'*Eulaïs*. Je m'épargnerai donc des répétitions superflues ; j'ai déjà (p. 22) énuméré quelques-uns de ces genres. Le genre *Hygrobates* offre de grandes différences dans la peau de ses diverses espèces. L'*Hygrobates longipalpis* (Herm.), notamment, possède une peau dont l'ectostracum est quelque peu striée perpendiculairement. On observe des pores fins (fig. 17); pour cette raison, elle représente une forme de passage entre le premier type et le second.

Un autre genre : le *Sperchon* (*Sperchon brevirostris* Koenike, *Sp. multiplicatus* S. T.) présente, à plusieurs égards, des caractères intermédiaires à ceux des *Limnesia* et des *Lebertia*, bien que se rattachant plutôt à ces derniers. C'est ce qui se passe aussi quant à la peau (fig. 18), sur laquelle je présenterai de simples remarques, après avoir décrit la forme typique de la peau des *Lebertia*.

B. — J'ai déjà décrit le second type de peau [**249**] (p. 11-13) dans des espèces du genre *Lebertia*, que je prends comme type, notamment dans la *Lebertia obscura mihi*, où il est très développé. (Pour les figures, je ren-

voie à mon travail, « Untersuchungen » [249], fig. 9-11.)

1. Les cellules hypodermiques (fig. 9, 10, 11, *hyp.*) sont très semblables à celles du premier type, que je viens de décrire ; elles sont parfois plus grandes et plus distinctes, sont très plates et polyédriques. Leurs noyaux sont allongés, riches en chromatine, et situés près du centre des cellules. La membrane basilaire est mince, pourvue de petits noyaux en fuseau ordinairement difficiles à apercevoir.

Les trachées, qui vont jusqu'à la peau, se terminent le plus souvent entre les cellules de l'hypoderme, ou entre les leucocytes, qui se trouvent quelquefois en vastes groupes sur le côté interne de la membrane basilaire.

2. Ce sont les couches chitineuses qui distinguent le plus nettement la peau des *Lebertia* de celle des autres genres. On peut en distinguer quatre principales : 1° le tectostracum ; 2° l'épiostracum proprement dit ; 3° l'ectostracum proprement dit ; 4° l'hypostracum. Les deux dernières de ces couches sont très nettement stratifiées, et se distinguent parfois l'une de l'autre par leur coloration. L'hypostracum est plus clair, ses diverses couches fines sont plus éloignées les unes des autres. La séparation de l'ectostracum et de l'hypostracum n'est due qu'à une différence dans la sécrétion de la chitine, différence liée peut-être à une interruption temporaire de cette sécrétion.

L'épiostracum porte encore des traces de stratification ; le tectostracum est plus mince, mais plus dur, et porte parfois des lignes ou replis externes surélevés (*Pseudolebertia*).

L'épiostracum (4 μ) avec le tectostracum (2 μ) n'atteignent pas, à eux deux, le quart de l'épaisseur des deux couches internes (30 μ), dans *Lebertia obscura*.

3. L'ectostracum et l'hypostracum sont perforés d'une multitude de pores fins, qui se présentent sous formes de cylindres spirales, fermés vers l'extérieur (1), puisqu'ils sont

(1) Dans un autre ordre ou sous-classe des Acariens, les *Ixodidæ*, on trouve des pores ouverts, pas couverts par l'épiostracum ou le tectostracum.

couverts par l'épiostracum et le tectostracum (« Untersuchungen », fig. 9, 10, 11, *Epi*).

Quel est le rôle de ces pores ? Je ne puis, dès à présent, répondre avec certitude à cette question. Peut-être pourrait-on les considérer comme étant des pores de nutrition, ou des orifices de passage pour les nerfs sensitifs ou bien des pores de respiration. Je préférerais cette dernière interprétation. Lorsque les pores se trouvent dans une chitine très épaisse, leur volume devient plus grand ; de telle sorte qu'ils sont d'autant plus grands que la peau est plus épaisse.

Je n'ai jamais vu de nerfs dans ces pores. Ceux-ci pourraient être d'une grande importance pour la respiration. Je crois que l'expiration de l'acide carbonique, tout au moins, a régulièrement lieu par la peau (p. 40). On voit fréquemment des trachées se diriger vers les pores, mais je ne les ai jamais vues, jusqu'ici, pénétrer dans ceux-ci.

L'épaisseur de la peau varie beaucoup, non seulement d'après les espèces, mais encore d'après l'âge quand les individus sont encore jeunes. Elle est environ de 70 μ dans la *L. obscura*, de 40 μ dans la *L. porosa*, et de 11 μ dans la *L. inæqualis*. Lorsque la chitine est complètement développée, l'épaisseur demeure à peu près constante. Il n'y a pas de mues chez les adultes.

L'épiostracum se forme de la même manière que se formera plus tard l'ectostracum, une mince couche après l'autre. On peut quelquefois aussi voir dans la peau complètement développée une faible striation (ou stratification) de l'épiostracum. Je trouve que la coloration la plus favorable, pour distinguer les diverses couches de chitine, est celle à l'orange G et à la fuchsine acide.

Les formes de transition précédemment citées : *Hygrobates* et *Sperchon*, se distinguent surtout par une peau plus mince et plus molle, percée de pores très fins, parfois même presque invisibles (fig. 17 et 18). Il existe encore d'autres formes transitoires, par exemple quelques *Limnesia* et quelques *Curvipes* dont la peau est très mince. Ces

formes permettent de comprendre comment la peau du second type (*Lebertia*) a pu dériver de celle du premier. Ici, les couches minces deviennent nombreuses, et les pores fins prennent naissance.

La peau s'épaissit graduellement dans les genres suivants, qui forment, à cet égard, une série progressive : *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Limnesia*, *Hydrachna*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Hygrobates*, *Sperchon*, *Lebertia*. D'après un dessin de Nordenskiöld [**182**] (fig. 9), je puis ajouter que la peau du *Penthaleus ovatus* présente une structure semblable à celle de la *Lebertia*.

C. — Le troisième type de peau est celui que j'ai décrit [**249**] (p. 2-11) dans le *Trombidium holosericeum* (L.) et l'*Arrhenurus pustulator* (Müll.). Il se distingue par son épaisseur, sa force, et la grandeur de ses pores. (Pour les figures, Voy. mon travail « Untersuchungen » [**249**], fig. 1-6.)

Malgré les différences notables que présentent la peau du *Trombidium* et celle de l'*Arrhenurus*, je crois pouvoir les réunir en un même type.

1. L'hypoderme de l'*Arrhenurus* est composé de cellules prismatiques, d'une hauteur considérable, qui est égale au double (ou même plus) de leur diamètre (« Untersuchungen », fig. 3). Elles se colorent facilement par l'hématoxyline, la thionine, etc., et montrent un protoplasma granuleux, avec des fibres fines, et de grands noyaux occupant une position centrale, et riches en chromatine.

Quelques-unes d'entre ces cellules se prolongent jusque dans les vastes pores de la chitine, qui renferment aussi des leucocytes et des fibres fines, parfois de nature probablement nerveuse.

La membrane basilaire est mince, mais cependant distincte, avec des noyaux d'une structure semblable à celle qui a été décrite ci-dessus ; de nombreux leucocytes lui sont souvent accolés. Des trachées s'observent parfois jusqu'au niveau des cellules hypodermiques, ou entre elles.

2. Les couches chitineuses se forment très rapidement par une sécrétion de cellules hypodermiques (« Untersuchungen », fig. 4, 5), mais leur mince stratification disparaît bientôt, et l'ectostracum devient d'une structure très uniforme, sans stratifications visibles, et sans qu'on puisse y distinguer deux couches lorsqu'il est bien développé (« Untersuchungen » fig. 3, 6, 8).

Cet ectostracum est très épais, dans l'*Arrhenurus pustulator* de 25 à 38 μ, soit une moyenne de 30 μ environ (Cf. Duboscq [**61**] sur la peau des Chilopodes).

L'ectostracum du genre *Arrhenurus* est très différent de celui du genre *Lebertia*. Le premier présente de très grands pores, dont le diamètre peut atteindre jusqu'à 30 μ, et qui s'élargissent vers l'intérieur et vers l'extérieur, où ils sont fermés par l'épiostracum. En dedans de chacun de ces grands pores, se trouvent plusieurs cellules dont l'ensemble offre la forme d'une bouteille. Ces « bouteilles » sont formées par des prolongements de cellules hypodermiques, renfermant des leucocytes immigrés, des fibres nerveuses, et des granules de diverses sortes. On trouve, tout près de l'épiostracum, des noyaux et des fibres. Quant aux fibres nerveuses, elles sont aussi fréquemment accolées à la membrane basilaire.

Dans quelques exemplaires, probablement malades (« Untersuchungen », fig. 6), j'ai trouvé les pores complètement remplis de leucocytes.

3. L'épiostracum est formé par les deux couches ordinaires, avec, extérieurement, un tectostracum mince, très semblable à celui du premier type.

La peau des genres *Trombidium* et *Ottonia* se distingue tout d'abord de celle de l'*Arrhenurus* par de grandes cellules hypodermiques presque cubiques (« Untersuchungen », fig. 1).

1. La membrane basilaire est solide, mais les cellules hypodermiques ont une structure très délicate ; leur cytoplasma ne se laisse pas facilement fixer par les fixateurs ordinaires. Quand les animaux sont fixés par l'alcool à 60, 70, 80,

ou 100°, par le sublimé en solution aqueuse saturée, par 1/10 d'acide acétique + 9/10 d'alcool à 60°, par le liquide de ROULE, celui de GILSON, puis coupés dans la paraffine, la plus grande partie du cytoplasma disparaît ordinairement. On voit, d'habitude, des noyaux, quelques fibres, des parois cellulaires très minces, et quelques grains et gouttes de graisse. Grâce aux noyaux et aux parois, on peut distinguer les cellules qui sont très grandes, et ont de 20 à 30 μ environ dans leurs trois dimensions. Elles s'étendent depuis la membrane basilaire jusqu'à l'épiostracum.

2. Celui-ci a la structure habituelle, mais est pourvu de grands poils, nombreux, et implantés dans de forts anneaux de chitine dure (« supports de poils »).

3. L'ectostracum est très mince, mais fort, et constitué d'une chitine dure. Il offre l'apparence d'un réseau, formé de larges mailles, qui a déjà été décrit et dessiné par PAGENSTECHER [**187**]. Cette couche — fait important — est renfermée dans la partie distale des cellules hypodermiques ; on voit, en effet, les fines parois de ces dernières passer en dehors de l'ectostracum. Au milieu des cellules hypodermiques ordinaires, il s'en trouve d'autres, transformées (« Untersuchungen », fig. 1), qui pénètrent dans les anneaux des poils ; ce sont des cellules destinées à assurer la nutrition des poils et des cellules probablement sensitives.

Je crois trouver dans le réseau une forme réduite de l'ectostracum, analogue à la couche très épaisse de l'*Arrhenurus*. J'ai réussi à observer une forme intermédiaire (*Euthyas*), dont la peau, molle en apparence, présente sur les coupes (fig. 19) une cuticule ressemblant beaucoup à celle de l'*Arrhenurus*, mais qui est moins développée. Mes préparations de l'*Euthyas* ne présentent que peu de substance cellulaire dans les grands pores ou chambres de la cuticule ; mais j'attribue cette apparence à l'effet des fixateurs qui n'ont probablement pas bien pénétré les tissus, bien que j'en aie essayé plusieurs : sublimé (à 50°C.) pendant une demi-heure, puis lavage à l'alcool à 40°, 60°, 70° iodé,

alcool 90° (pendant huit jours), etc. ; PERENYI (seize heures), puis alcool (dix jours) ; GILSON (dix-huit ou trente heures), puis alcool (huit jours).

D'après l'opinion la plus commune chez les hydrachnologistes, cette espèce (*Euthyas longirostris*) (1) appartient au genre *Thyas*; mais je maintiens pour elle un genre séparé : *Euthyas*, surtout en raison de la structure de l'aire génitale, de l'existence d'une « crête » entourée de quatre plaques chitineuses (avec poils), et aussi de l'apparence extérieure de la peau.

Après avoir vu, sur des coupes, la différence frappante qui existe entre la peau de l'*Euthyas longirostris* Piersig et celle du *Thyas* (*dentata* S. T., ou *Stolli* Koen.), je suis encore plus persuadé que la séparation de ces deux genres est légitime. L'insuffisance des préparations que j'ai faites, jusqu'ici, sur le reste de l'organisation de l'*Euthyas*, m'a empêché d'étudier celle-ci en détail. D'après MICHAEL [**154**] (p. 179 et fig. 24), la peau de *Panisus petrophilus* paraît se rattacher au même groupe.

Dans plusieurs genres, par exemple chez les *Aturus*, *Feltria*, *Brachypoda*, *Midea*, *Atractides*, on peut retrouver une peau analogue à celle de l'*Arrhenurus*, mais qui présente cependant avec celle-ci des différences notables.

La peau des épimères, des plaques chitineuses, des pattes, des palpes et du rostre, reste semblable dans les animaux qui se rapportent aux trois types de peau ci-dessus décrits ; elle se rapproche de celle de l'*Arrhenurus*, mais ses pores sont plus fins et très ramifiés ; un exemple bien caractéristique en est offert par les épimères de la *Lebertia*.

V. SCHAUB [**216**, *a*] (p. 109) décrit cette cuticule des plaques dorsales dans l'*Hydryphantes*, et dit qu'elle est composée de papilles ou de bâtonnets placés verticalement. Je ne trouve pas la structure de cette sorte de chitine assez importante pour que je puisse m'y arrêter dans cette courte description comparative.

(1) Le synonyme, *Bradybates* Neuman, est déjà préoccupé.

D. — Il me reste enfin à décrire une forme de peau qui est si différente de celle que l'on observe dans le *Trombidium* que je crois peut-être préférable d'en faire un quatrième type.

C'est celle de la *Smaris*, dont je ne connais qu'une espèce : *Smaris expalpis* (Herm.) (Cf. [**243**], p. 3-4).

Superficiellement observée, la peau de cette espèce présente beaucoup de ressemblance avec celle du *Trombidium*. On y voit un réseau de mailles (fig. 11) et des poils implantés dans des anneaux de chitine dure. C'est surtout sur des coupes que l'on en voit clairement les différences.

1. L'hypoderme est très mince et formé de petites cellules plates (fig. 20 et 21) pourvues de noyaux relativement grands, riches en chromatine. Ceux-ci se colorent fortement par l'hématoxyline, la thionine, et autres colorants semblables.

La couche mince formée par l'hypoderme se recourbe et se prolonge vers le dehors, à travers des couches suivantes, chitineuses, et forme des anses qui pénètrent dans les supports chitineux des poils.

Les cellules qui pénètrent ainsi dans les supports des poils ne paraissent pas si transformées comme celles dans les pores du *Trombidium* ou de l'*Arrhenurus* ; ce sont simplement de petites cellules hypodermiques, probablement nutritives des poils et des supports chitineux. Entre ces cellules, sont situés des leucocytes et quelques autres cellules allongées, apparemment liées aux fibres nerveuses.

2. La couche suivante est épaisse et très singulière (fig. 21). Un grossissement de 100 à 500 fois ne permet pas d'en résoudre la structure, et donne simplement l'impression d'une sorte d'amas de tout petits grains. Mais au moyen de très forts grossissements (et immersion), on peut voir que cette couche est composée d'une multitude de fils fins, ou de fibres, qui s'entre-croisent dans toutes les directions et qui renferment entre eux, comme cela se passe dans l'hypoderme, des leucocytes immigrés. On peut observer, parfois, de petits noyaux allongés, accolés à ces fibres. Je propose

de donner à cette couche, qui est très différente de l'ectostracum dans les types décrits, le nom de « couche fibrillaire » (*fibrillostracum*). Je la rapporte au système respiratoire, dont je ferai plus loin la description (p. 50).

Extérieurement à la couche fibrillaire, et surtout chez les jeunes individus, se trouve une sorte de liquide, qui paraît être une partie du plasma nutritif, et qui se trouve également au dedans de l'hypoderme.

3. L'épiostracum est formé d'une multitude de travées ; dans les jeunes individus, la couche paraît formée par des piliers perpendiculaires à la surface, divergeant vers l'extérieur, et présentant, en quelque sorte, l'aspect d'une grille. Dans cette couche sont fixés les supports des poils formés d'épais piliers de chitine dure ; ils pénètrent parfois jusqu'à la couche fibrillaire. Les supports des poils sont renforcés par des trabécules transversaux, à peu près parallèles à la surface de la peau, et qui rayonnent en forme d'étoiles autour de chaque support. Chacun de ces trabécules est ordinairement formé par trois ou quatre poutrelles chitineuses. Cette formation se voit clairement sur une coupe superficielle de la peau (fig. 5). Autour de chaque support de poil rayonnent 5, 6 ou 7 poutrelles aboutissant aux anneaux voisins.

De cette façon, la peau possède une structure à la fois solide et flexible, et les poils sont solidement implantés dans leurs supports. Ces poils sont forts, lisses, pointus et recourbés en arrière (fig. 20). Dans les chambres formées par leurs supports, surtout dans des individus jeunes, se trouvent de nombreux leucocytes qui entourent les cellules hypodermiques des anses ci-dessus mentionnées.

Le tectostracum est irrégulier et pourvu d'une multitude de replis ou de croupes effilées. Vues par leur surface, ces replis se présentent comme des séries de petites lignes interrompues et recouvrant les trabécules.

La structure que je viens de décrire est exclusivement propre, jusqu'à présent, à la peau de la *Smaris*. Elle paraît

indiquer un stade particulier, moins développé, une forme plus primitive, que celles que j'ai pu observer dans certains autres *Prostigmata*.

Quant aux autres types de peau, ils offrent des formes transitoires indiquant qu'ils peuvent dériver d'une seule forme fondamentale.

Quelques espèces et quelques genres des Acariens prostigmatiques peuvent se reconnaître d'après la structure de leur peau, mais, dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de mettre ce caractère à profit pour distinguer entre elles les diverses familles.

CHAPITRE II

REMARQUES SUR LE PLASMA, LES LEUCOCYTES, LE TISSU CONJONCTIF, LES MUSCLES, ET L'ENDOSTERNITE

A. — J'ai déjà signalé plusieurs fois l'existence de nombreux leucocytes sur le côté interne de la peau ; ils émigrent d'ailleurs souvent dans celle-ci (fig. 13, 15, 18, 19, 20, 21). Ils se retrouvent dans toutes les cavités du corps, y compris celles des pattes et des palpes, mais jamais à l'intérieur des organes.

Leur forme, sur les coupes, est ordinairement arrondie, parfois angulaire ou allongée ; à l'état vivant, ils s'allongent fréquemment et exécutent des mouvements amiboïdes. Leur taille est très variable. Ils ont, le plus souvent, un diamètre d'environ 12 μ ; dans le *Sperchon brevirostris* Koen., ils ont de 10 à 18 μ environ ; dans la *Smaris expalpis* (Herm.), ils en ont ordinairement de 10 à 12. Dans la *Limnesia*, l'*Hydrachna*, l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus* je les ai trouvés variant entre 4 et 14 μ.

Les leucocytes sont mentionnés par divers auteurs, par exemple par Claparède [43] qui les appelle « Hämamoeben » (p. 477). Ils peuvent s'observer très facilement à l'état vivant, à travers la peau, quand celle-ci est suffisamment transpa-

rente (par exemple dans la *Limnesia*, le *Sperchon*, la *Lebertia*, l'*Atax*, le *Curvipes*, le *Tiphys*, l'*Hygrobates*). A cet état vivant, ils sont presque incolores, souvent verdâtres ou jaunâtres, et paraissent granuleux.

Sur les coupes, ils offrent une structure uniformément granuleuse, avec un petit noyau qui se colore facilement à l'hémalun, tandis que leur cytoplasma ne prend presque pas cette coloration, mais l'éosine ou l'orange.

Dans le noyau, je puis parfois distinguer un nucléole et des grains basophiles, fortement colorés à l'hémalun. Après une fixation par la solution aqueuse de sublimé, le cytoplasma présente un aspect granuleux, mais après fixation par un acide (fig. 18) cette structure granuleuse disparaît, et l'on voit ordinairement un cytoplasma uniforme, avec un noyau très distinct, qui renferme plusieurs nucléoles.

Ces leucocytes sont transportés sur divers points du corps par leur propres mouvements amiboïdes, et aussi par les courants du liquide cœlomique dans lequel ils baignent.

B. — Ce liquide cœlomique (plasma ou sang), presque incolore, se trouve dans toutes les cavités du corps, entre les organes, mais il disparaît souvent dans les coupes après certaines fixations, par exemple après la fixation : acide acétique-alcool.

Il n'existe pas de cœur dans les *Prostigmata* (ni du reste chez les *Astigmata* non plus). On croit que les mouvements du corps et les actions musculaires, surtout celles des muscles dorso-ventraux, diminuent le volume de quelques cavités du corps, et forcent ainsi le plasma à changer de place.

Si l'on veut se faire une idée du processus de nutrition chez ces animaux, on peut s'imaginer que le plasma est, après la digestion, sécrété par le tube digestif ; les substances nutritives sont alors absorbées par les leucocytes et par les différents organes qui baignent dans le plasma.

Les trachées — ou peut-être la peau elle-même — fournissent l'oxygène nécessaire, tandis que les produits d'excrétion sont résorbés par les diverses glandes et organe

excréteurs. L'acide carbonique est éliminé par l'action respiratoire.

C. — On ne trouve pas, dans les Acariens prostigmatiques, un tissu conjonctif abondant, comme cela a lieu chez les Insectes et divers Arachnides; je n'y ai jamais vu de tissu adipeux ni de cellules trachéennes. Mais il y existe des membranes minces (comme celle que j'ai déjà mentionnée du côté interne de l'hypoderme), qui sont accolées aux organes, surtout au tube digestif et au système nerveux. Ces membranes servent à protéger les organes et à les maintenir à leur place.

Plusieurs auteurs ont signalé chez certains Acariens des amas de tissu conjonctif ou de corps adipeux; tels sont Schaub pour l'*Hydryphantes* [**216**, *a*, Taf. V, fig. 1, B], H. Henking pour le *Trombidium* [**89**] (p. 574), et W. Winkler pour le *Pœcilochirus* [**288**, Taf. III, fig. 15, *ib.*]. En ce qui concerne le dernier de ces cas, je ne puis me prononcer avec certitude sur la nature exacte des cellules figurées; mais Schaub a figuré des leucocytes sous le nom de « Bindegewebe », et Henking a figuré [**89**, Taf. XXXIV, fig. 10] des œufs jeunes sous celui de « Fettkörper » (Cf. Sig Thor, [**249**], p. 3).

Au total, je n'ai trouvé le tissu conjonctif que faiblement développé chez les Acariens prostigmatiques, et presque toujours sous forme de fibres ou de membranes, avec des noyaux en fuseau.

D. — Au contraire, les muscles striés transversalement y sont très développés, et s'y trouvent en grand nombre : muscles dorso-ventraux et longitudinaux, muscles des pattes, des palpes et des épimères, muscles de la face interne de l'anus et des plaques génitales, et surtout muscles du rostre, attachés à la crête, au pharynx, aux mandibules et autres organes.

Les muscles ont été déjà bien décrits dans plusieurs espèces (*Panisus*, *Molgus*, *Bdella*, *Hydryphantes*, *Trombidium*). Je n'ai pas d'indications particulièrement intéres-

santes à ajouter sur ce sujet, et je me bornerai à rappeler un fait qui concerne plus spécialement les genres pourvus de mandibules styliformes invaginables et d'un rostre plus ou moins mobile, comme les *Erythræus* et les *Rhyncholophus*, ou même entièrement invaginable, comme les *Smaris*.

Dans les espèces appartenant à ces genres, il existe un système de muscles spéciaux : rétracteurs et extenseurs des mandibules et du rostre. Les extenseurs des mandibules sont surtout fixés aux parois du rostre par leurs extrémités antérieures, et au bord postérieur des mandibules par l'autre extrémité. Les rétracteurs sont principalement fixés sur le bord dorsal des mandibules ou du rostre (fig. 9, 11) et sur la peau du dos de l'animal, spécialement à la « crête » (*Rhyncholophus*, *Erythræus*), ou aux deux anneaux chitineux situés entre les yeux dans les *Smaris* (fig. 4, 12). Il ne se développe pas une crête complète dans la *Smaris expalpis*, qui représente, peut-être, un état plus primitif que les *Erythræus* et les *Rhyncholophus*.

Dans les *Smaris*, un grand mouvement, en quelque sorte double, peut s'exécuter parce que les mandibules sont dévaginables et invaginables dans le rostre, et que celui-ci même est invaginable dans le corps.

Michael a bien décrit les muscles du pharynx dans les genres *Molgus* et *Panisus*. Il existe des différences de disposition de ces muscles dans les genres *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Trombidium*, *Lebertia*, *Smaris*, etc. Je ne veux pas, quant à présent, faire une description minutieuse de ces muscles; mais je ferai néanmoins remarquer que les muscles du pharynx, chez la *Smaris*, sont beaucoup plus courts que leurs pareils des autres genres que je viens d'énumérer.

E. — Dans ces formes, il existe aussi un endosternite bien développé (Cf. Michael, *Bdella* [**156**, p. 519-520], et *Hæmogamasus* [**153**, pl. XXXV, fig. 70, *cp.*]).

Je désire attirer spécialement l'attention sur ce fait, parce que Wagner [**284**, p. 150], au cours de son argumentation en faveur de la dégénérescence des Acariens, s'ex-

prime ainsi : « 8° Fehlt in vielen Fällen das Endosternit. »

Dans le genre *Smaris*, on trouve l'endosternite à sa place ordinaire, près de l'extrémité postérieure du grand ganglion, entre l'ovaire, les glandes « salivaires », et les diverticules du tube digestif du côté ventral du corps. Des muscles puissants et nombreux déversent en étoile de tous les côtés, se dirigeant vers les pattes et le rostre, vers les diverses régions de la peau du dos (muscles dorso-ventraux), vers les organes génitaux, etc.

On peut considérer l'endosternite comme un centre de contraction musculaire desservant une grande partie du corps. Il se retrouve dans un grand nombre de genres d'Acariens prostigmatiques.

CHAPITRE III

RESPIRATION

Il existe des Acariens qui n'ont ni trachées ni autres organes respiratoires semblables, par exemple les *Tyroglyphidæ*, les *Sarcoptidæ*, les *Demodicidæ*, les *Eriophyidæ*. Il faut admettre que ces animaux (*Atracheata* de Kramer, *Astigmata* de Canestrini) ne respirent que par la peau.

Dans la plupart des autres familles il se trouve des trachées, développées ou rudimentaires. Les *Halacaridæ* et les *Oribatidæ* n'en possèdent en général que des rudiments.

La position qu'occupent les ouvertures de ces trachées, c'est-à-dire les stigmates, est devenu le caractère principal des célèbres classifications de Kramer et de G. Canestrini (*Astigmata*, *Mesostigmata*, *Metastigmata* et *Prostigmata*), modifiées ensuite par Michael et Trouessart (Voy. p. 3-5).

Il existe de grandes différences entre les derniers de ces ordres : ceux des *Metastigmata* et des *Prostigmata* à l'égard des trachées. La position des orifices respiratoires externes et leur organisation y sont très dissemblables; d'autre part, les fines trachées des *Metastigmata* (d'après

Winkler [288] et Michael [152]) sont ramifiées et pourvues de spirales chitineuses, comme cela a lieu chez les Insectes, certains Araignées, Phalangidés et autres ordres.

Dans les *Prostigmata*, au contraire, les trachées fines ne se ramifient pas après leur issue des grands troncs; ces derniers seulement possèdent des spirales chitineuses, mais les trachées fines des espèces examinées en sont dépourvues. Je connais cependant une exception à cette règle : celle du *Tarsotomus Hercules* Berlese, où les trachées se ramifient immédiatement après leur sortie des troncs, et là sont pourvues de spirales chitineuses. Ceci représente, à plusieurs égards, un stade très élevé. Dans le *Trombidium* j'ai parfois trouvé des spirales minces, au même endroit.

Le diamètre des troncs trachéens varie beaucoup : il est en rapport avec la taille des espèces, et la répartition des troncs eux-mêmes dans les différents genres. Le diamètre des trachées fines est, au contraire, peu variable d'après les espèces ; d'ordinaire il est plus faible dans les espèces aquatiques. Chez un même individu, les trachées conservent le même diamètre depuis leur sortie du tronc jusqu'à leur autre extrémité.

Les trachées fines possèdent une structure très délicate, et qui, en général, reste identique dans les Acariens terrestres et dans les Acariens aquatiques. Leurs parois se colorent très difficilement, mais leurs noyaux prennent facilement les colorations, surtout avec l'hémalun, la thionine, le bleu de Unna, et autres colorants semblables. Ces noyaux sont nombreux, longs et minces, et par ceux-ci les trachées filiformes se distinguent nettement des fibres nerveuses et des tuniques propres des divers organes. Mais il est souvent difficile de les distinguer des fibres du tissu conjonctif et des tendons des muscles.

Les grands troncs possèdent, au dehors des spirales chitineuses, une mince couche de cellules hypodermiques, se colorant à l'hématoxyline, à la thionine ou au bleu de Unna. Ils sont surtout développés dans les grands

Acariens terrestres (*Trombidium*, *Ottonia*, *Rhyncholophus*, *Erythræus*, *Anystis*, *Tarsotomus*, *Bdella*, *Molgus*) ; ils le sont d'une manière différente, et avec formation de pièces chitineuses dures (« pièces sigmoïdes »), dans les Acariens aquatiques (par exemple : *Hydryphantes*, *Thyas*, *Hydrachna*, *Limnesia*, *Sperchon*, *Lebertia*, *Hygrobates*, *Megapus*, *Curvipes*, *Neumania*, *Atax*, *Diplodontus*). Ces grands troncs perforent les parties postérieures des mandibules et débouchent dans des parties stigmatiques sur le côté *dorsal* du rostre, et non pas sur son côté *ventral*, comme l'indique TROUESSART [269] (p. 27).

Je vais maintenant considérer différents types d'appareils respiratoires : 1° dans l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus* ; 2° dans les *Trombidium* ; 3° dans les Acariens aquatiques ; 4° dans la *Smaris*.

A. — Respiration chez l'Erythræus et le Rhyncholophus.

Dans l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus*, les trachées sont disposées de la manière suivante. Deux troncs trachéens, très vastes, pénètrent entre les mandibules par une grande échancrure située au niveau de leur tiers postérieur, et décrivent une forte courbure (fig. 9, 10, 11 et 13).

Sur le côté ventral des mandibules, chacun de ces troncs se ramifie en envoyant deux branches en avant, et une seule branche, courte et grosse, en arrière. Chacune de ces branches engendre de nombreuses trachées qui ne se ramifient plus, mais se dirigent à travers le corps, dans toutes les directions; elles restent en groupes au début de leur parcours, mais ne marchent plus ensuite que par quatre, trois, deux, ou même seules.

Un grand nombre de fines trachées entourent les grands ganglions sus-œsophagien et sous-œsophagien. Quelques-unes accompagnent l'œsophage à travers ces ganglions. Cet arrangement correspond à ce que l'on trouve dans la plupart des genres de *Prostigmata*, mais les troncs sont dans

les *Erythræus* et *Rhyncholophus* situés beaucoup plus en arrière, parce que la partie postérieure de leurs mandibules se prolonge à l'intérieur du corps.

Du côté dorsal des mandibules, les troncs s'avancent, presque en ligne droite, sous la saillie frontale du corps, et presque parallèlement aux mandibules. Ils continuent leur course extérieurement, fixées du côté dorsal du rostre.

Les grands troncs sont pourvus de vastes anneaux chitineux, élastiques et très forts. Leur partie antérieure et extérieure possède un aspect annuleux ou squameux. Il n'existe pas de grands stigmates ouverts, non plus que chez les Acariens aquatiques. Je pense que la pénétration de l'air s'effectue par les parties minces de la chitine.

La combinaison qui existe entre les troncs trachéens et les mandibules engendre les mouvements respiratoires. En effet, chaque fois que les mandibules exécutent un mouvement en avant, la portion des troncs trachéens comprise dans l'échancrure des mandibules s'avance également, au moins un peu ; en même temps, la portion terminale des troncs se raccourcit, et leur capacité interne diminue. Il est probable que la disposition écailleuse de la partie terminale des troncs sert à ce moment à obturer ou rétrécir les parties minces, et à empêcher le reflux de l'air vers l'extérieur. En conséquence, l'air inclus est comprimé et refoulé en arrière, et il pénètre dans les trachées.

Un mouvement inverse (c'est-à-dire arrière) des mandibules agrandit l'espace antérieur des troncs, et peut faciliter la pénétration de l'air.

De cette manière, on peut — je le crois du moins — donner une explication naturelle de l'association des troncs trachéens et des mandibules. Les mouvements de celles-ci remplissent, dans le cas actuel, le même rôle que les mouvements respiratoires de l'abdomen dans un grand nombre d'Insectes. On trouve une disposition générale analogue dans beaucoup d'espèces de *Prostigmata*, mais avec de grandes différences dans les détails.

Les spirales chitineuses des deux troncs trachéens ont une grande importance; elles renforcent ceux-ci et forment obstacle au déchirement des trachées qui pourrait être facilement causé par les mouvements étendus et rapides des mandibules styliformes.

La partie de la peau qui est située au-dessus des troncs stigmatiques, et en dessous de la saillie frontale du corps (*capitulum* de Berlese), possède, dans l'*Erythræus*, une structure très particulière ; elle est fortement plissée (fig. 13, *pa*). Le nombre de ses plis n'est pas constant ; il varie non seulement avec les différentes espèces, mais encore dans une même espèce. Dans l'*Erythræus regalis*, j'ai ordinairement trouvé quatre petits replis et deux grands. Dans le *Rhyncholophus norvegicus* et le *R. vertex*, le nombre de ces replis est toujours moindre.

La peau de cette même partie y est plus épaisse qu'ailleurs, et sa structure est plus délicate. Elle paraît poreuse et l'*épiostracum* est pourvu d'une multitude de tubérosités très fines. Chacune de celles-ci affecte la forme d'une petite couronne composée de six à dix branches rayonnant en étoile (fig. 13, *pa*).

Je pense que cette structure rend la peau plus molle et facilite la rétraction des mandibules, des troncs trachéens et du rostre, susceptible de s'invaginer quelque peu dans le corps ; elle doit en outre servir à permettre l'entrée de l'air, même quand le rostre et les mandibules sont si fortement rétractés que les stigmates, au lieu d'être libres, sont cachés et entièrement recouverts par la peau de la saillie frontale.

Peut-être ce même arrangement favorise-t-il les mouvements du « capitulum thoracique » ou la saillie frontale avec la crête.

Immédiatement au-dessus des troncs trachéens, se trouve une glande mince, très longue, sinueuse (fig. 13, *gl.* 7, *trach.*), la « glande trachéenne », dont je donnerai plus loin la description (p. 123).

A. Berlese [20] (tab. IX) a dessiné une coupe de la partie antérieure du *Rhyncholophus quisquiliarum* (Hermann). A moins que cette espèce ne diffère très profondément du *Rhyncholophus norvegicus* et de l'*Erythræus regalis*, la structure de cette partie a été mal comprise. Ce sont probablement les tubérosités rayonnées de la peau au-dessous du *capitulum* qui sont dessinées comme de grandes cellules hypodermiques. Les mandibules et les trachées sont très exactement représentées par Berlese. Mais il ne donne pas d'explication sur les différents organes, et il n'a pas vu la longue glande trachéenne.

B. — Respiration chez les Trombidium.

La position des troncs trachéens dans les *Trombidium* est réalisée d'après le même principe, mais avec beaucoup de variations de détail (Voy. les figures de Berlese [20], tav. XII, et Henking [89], fig. 7). Les mandibules ont deux articles dans le *Trombidium*, et les mouvements du premier de ces articles sont beaucoup plus réduits qu'ils ne le sont dans l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus*; ces mouvements existent néanmoins, et il y a, en outre, des muscles spéciaux, dilateurs des troncs trachéens (Berlese, tav. XII, fig. 1, *dtr.*).

La forme de ces derniers diffère de celle qu'ils ont dans le *Rhyncholophus*, l'*Erythræus*, et dans d'autres genres encore. Dans le *Trombidium fuliginosum*, les troncs ont été très bien décrits par Henking [89] (p. 565, fig. 6 et 7). Je vais, ici, fixer seulement l'attention sur les faits suivants :

1° Les parties extérieures (troncs stigmatiques), avec des stigmates ou écailles, sont recourbées en arrière, presque parallèlement à leur course antérieure ;

2° Les troncs sont étranglés par deux fois près de la courbure, et se divisent ainsi en trois régions ou compartiments;

3° Je n'ai pas trouvé de glande trachéenne au-dessus des troncs.

J'insisterai surtout sur ce fait que les mouvements des

mandibules, dans le *Trombidium*, provoquent aussi des mouvements des troncs trachéens, bien que ces mouvements ne soient pas aussi étendus que chez l'*Erythræus*.

C. — Respiration chez les Acariens d'eau douce.

Les mouvements des troncs sont encore plus évidents chez plusieurs Acariens d'eau douce, par exemple dans les espèces suivantes : *Hydryphantes ruber*, *Thyas dentata*, *Lebertia obscura*, *Sperchon multiplicatus*, *Limnesia maculata*, *Curvipes laminatus*, *Hydrachna globosa*, *Eulaïs foraminipons*, *Limnochares aquaticus*.

Plusieurs auteurs (1) ayant donné de bonnes descriptions, avec figures, des troncs trachéens et de la naissance des minces trachées, je puis éviter une description minutieuse de ces détails, et me limiter à quelques remarques comparatives plus spéciales.

Chez les Acariens d'eau douce, on remarque que les troncs trachéens proprement dits sont beaucoup plus minces que dans l'*Erythræus* et le *Trombidium*; mais, en revanche, ils sont renfermés dans des enveloppes dures, fortement chitinisées, ce sont les « pièces sigmoïdes » (« s-förmige Organe », « drittes Kieferpaar » de Haller).

Des muscles sont fixés des côtés dorsal et ventral de ces pièces chitineuses, surtout dans leur partie postérieure ou inférieure. De cette même partie émanent des muscles, qui sont courts, mais forts, jusqu'à l'extrémité postérieure des mandibules. On dit ordinairement que ces muscles servent à faire avancer les mandibules, parce que les pièces chitineuses ont un point d'appui près de leur centre; mais là n'est pas toute leur fonction. En même temps que les mandibules sont poussées en avant, les pièces chitineuses tournent autour de leur axe de rotation, et provoquent des mouvements des troncs trachéens. J'ai découvert ce fait en examinant au

(1) V. Schaub (*Hydryphantes*), Michael (*Panisus*), Croneberg (*Eulaïs*), V. Vleet (*Limnochares*).

microscope, sous lamelles, des exemplaires vivants de *Lebertia*, de *Limnesia* et d'autres genres ; ce fut tout d'abord sur des nymphes de *Limnesia maculata* que je le découvris.

L'extrémité de chaque tronc trachéen est libre, dans plusieurs genres prolongée en dehors des mandibules et du rostre ; ceci n'est pas exactement figuré par Schaub [**216**, *a*] (taf. I, fig. 1 *trö*). Dans quelques espèces, par exemple dans la *Lebertia fimbriata* S. T., la *Lebertia brevipora* S. T., la *Thyas dentata* S. T., cette extrémité libre est très longue. Les extrémités libres des deux troncs sont entourées d'une enveloppe mince, unique, et exécutent, comme je l'ai vu en examinant les *Lebertia* et les *Limnesia* spp., des mouvements considérables en avant et en arrière, dans le plan médian du corps ; ces extrémités se courbent alors en arrière, se relèvent en avant, et finalement se baissent vers les mandibules (fig. 23).

De cette manière, les mouvements des troncs trachéens sont liés à ceux des mandibules, comme je l'ai dit explicitement pour les genres *Trombidium*, *Erythræus* et autres. Je suppose que les mouvements des troncs ont un rôle important pour la respiration trachéenne aussi chez les Acariens d'eau douce.

Les « stigmates » proprement dits sont placés au bout de chaque extrémité libre des troncs ; mais les côtés de ceux-ci fonctionnent probablement aussi et absorbent de l'oxygène, par suite de la minceur de leurs enveloppes et de leur chitine.

Il est aisé de comprendre pourquoi les stigmates ne sont pas ouverts, mais fermés par une mince membrane chitineuse ; il y a également des cloisons chitineuses dans l'intérieur des pièces sigmoïdes, séparant les gros troncs des trachées fines. Je ne puis, comme M. Van Vleet, trouver dans cette organisation un obstacle qui s'opposerait à la respiration par les stigmates et les troncs ; au contraire.

M. Van Vleet écrit [**282**] (p. 34) :

« Les stigmates de *Limnochares* ne peuvent pas être fonctionnels à la fois parce que cet Acarien ne vient pas à la surface de l'eau pour respirer, et, principalement, parce qu'il

n'existe pas chez lui de communication ouverte entre le stigmate et les trachées du corps.

Les stigmates de plusieurs des formes nageant librement, sinon de toutes, ne sont pas essentiels pour la respiration, parce que ces Acariens vivent et flottent, sans pouvoir arriver à la surface... »

Il ajoute (p. 35) : ..... « il faut admettre *que les Hydrachnides sont principalement, sinon exclusivement, des animaux à respiration aquatique* (« water-breathers ») ; et il est probable que des recherches ultérieures montreront que la plupart de leurs formes trachéifères, sinon toutes, ont un système trachéen clos (fig. 1-3). »

Il faut se rappeler que les animaux dont nous parlons vivent dans l'eau. Ils n'ont pas besoin, comme les Insectes aquatiques adultes, de venir respirer à la surface. Il n'est même pas nécessaire, comme M. Van Vleet l'a fait, de pratiquer des expériences pour mettre ceci en évidence. Tout acarologiste qui a regardé des Acariens d'eau douce en aquarium connaît ce fait. Pourquoi donc les stigmates sont-ils fermés par une membrane? Simplement parce que ce n'est pas l'eau, mais l'oxygène, qui doit pénétrer dans les trachées; or, ces membranes s'opposent à l'accès de l'eau, tout en permettant le passage de l'air qui s'y trouve dissous. Il faut admettre que les trachées, chez les Acariens d'eau douce, sont adaptées à la respiration dans l'eau, analogiquement à ce qui a lieu chez certaines larves d'Insectes (*Ephemera*).

Il a été objecté qu'on ne voit jamais de bulles d'air sortir des stigmates trachéens. Ceci est vrai; aussi je ne crois pas que les gaz excrétés (acide carbonique) sortent par cette voie. J'incline vers cette hypothèse que l'oxygène pénètre, à la faveur des trachées, dans toutes les parties du corps, où il est absorbé par les diverses cellules; l'acide carbonique produit dans celles-ci sera transporté jusqu'à la peau soit par les leucocytes, soit peut-être par le plasma sanguin, soit peut-être même par les trachées; cet acide carbonique pourra alors franchir la peau par diffusion. Je pense que

les pores de la peau épaisse remplissent un rôle important à cet égard.

Il faut être attentif à ce fait que les peaux minces (par exemple chez les *Tiphys*, *Atax*, *Limnesia*) ne possèdent pas de pores ; mais les peaux épaisses en possèdent toujours (*Lebertia*, *Sperchon :* pores fins ; *Brachypoda*, *Mideopsis*, *Euthyas*, *Arrhenurus :* pores larges). La membrane de chitine qui ferme les pores extérieurement (par exemple chez l'*Arrhenurus*) peut très bien permettre la diffusion de l'acide carbonique.

En résumé, je m'imagine que, dans l'eau douce, la respiration des Acariens s'effectue de la manière suivante : l'oxygène est extrait de l'air dissous dans l'eau ; il est absorbé par les stigmates et pénètre dans les troncs trachéens ; les pièces sigmoïdes et les troncs fonctionnent alors comme une sorte de pompe ; leurs mouvements compriment l'air renfermé dans les troncs, et facilitent sa pénétration dans les trachées fines. Il s'ensuit que l'air forme un courant constant depuis les troncs jusqu'aux organes et jusqu'à la peau, à travers laquelle l'acide carbonique est exhalé par diffusion, et immédiatement dissous par l'eau. Il n'est pas étonnant qu'on ne voie jamais de bulles de gaz exhalé.

Si l'air aussi peut pénétrer par la peau ? Je n'en sais rien.

Certains auteurs anciens ont supposé qu'une partie de l'acide carbonique est enlevée par les glandes cutanées et l'organe excréteur. Les auteurs modernes rejettent cette manière de voir. Je n'ose me prononcer entre eux.

D. — Respiration chez la Smaris.

Il me reste à exposer le mécanisme de la respiration dans le genre *Smaris*.

On a placé ce genre dans la famille des *Erythræidæ* (ancien synon. *Rhyncholophidæ*), ce qui ne me paraît pas légitime, et semble découler simplement de ce fait que l'on n'a jamais poursuivi de recherches anatomiques approfondies sur le genre en question.

La forme des mandibules pourrait, il est vrai, permettre ce rapprochement; mais c'est là la seule ressemblance entre le *Rhyncholophus* (ou l'*Erythræus*) et la *Smaris*.

Ils diffèrent l'un de l'autre quant à la forme du corps et des pattes, quant à la crête, aux glandes, au rostre, aux ventouses génitales, et aussi quant à plusieurs organes internes et quant aux troncs et stigmates trachéens. La *Smaris* Latr. appartient à une famille distincte, pour laquelle j'ai proposé le nom de famille des *Smaridæ* nov. fam., et dont j'ai donné ci-dessus les caractéristiques (p. 16-17.)

Le genre *Smaris* est placé parmi les *Prostigmata* de KRAMER.

Strictement parlant, ceci n'est pas correct, ainsi que je vais l'expliquer dans un instant.

Il y a, dans ce genre *Smaris*, comme dans d'autres Acariens prostigmatiques, un très grand nombre de trachées fines, qui parcourent la totalité du corps, et forment des faisceaux surtout autour du grand ganglion nerveux, ou cerveau. Mais j'ai cherché en vain, dans le rostre, des grands troncs trachéens ordinaires ainsi que des stigmates.

Je crois que OUDEMANS s'est trompé quand il a désigné [**185**, *b*] (tab. III, fig. 17), un tube sortant du rostre, par la lettre *t*, au sujet de laquelle il ne donne d'ailleurs pas d'explications.

On peut facilement s'y tromper, parce que le rostre possède de grands tubes avec spirales chitineuses. Ces tubes ne sont pas des troncs trachéens, mais des canaux d'excrétion pour les glandes « salivaires ». Il n'y a à cela aucun doute. J'ai vu parfois, sur des coupes, un filet de liquide sortir de ces tubes, et je les ai souvent suivis depuis leur réunion jusqu'à leur sortie des glandes. Mais il n'y a pas traces de troncs trachéens. Dans la figure 4 (Pl. II), on voit dans le rostre deux grands canaux d'excrétion, chacun formé par la réunion de deux plus petits.

Le rostre étant ordinairement (ou tout au moins très souvent) enfermé dans le corps, cette région n'est pas favorable à la fonction de stigmates respiratoires.

Chose encore plus curieuse, je n'ai pu, jusqu'à présent, trouver ni troncs trachéens ni grands stigmates ordinaires dans aucune autre région du corps ; je ne crois pas que ces organes existent dans le genre *Smaris*.

Ceci posé, je me suis demandé de quelle manière la respiration pouvait s'effectuer chez celui-ci. Jusqu'ici je pense qu'elle s'effectue par la peau et à l'aide des trachées fines.

La peau de la *Smaris* est, comme je l'ai déjà dit (p. 33), d'une structure singulière (fig. 20 et 21). La couche qui nous intéresse surtout, au point de vue de la respiration, est la couche voisine de l'hypoderme, ou couche fibrillaire (*fibrillostracum*).

J'ai cru d'abord que cette couche était granuleuse, mais, vue à de forts grossissements, elle se montre composée d'une multitude de fils très fins, enchevêtrés, et formant un réseau épais. Il est difficile de savoir si ces fils sont creux ou non. En tout cas, je crois que la porosité de cette couche serait importante pour la facilitation de l'accès de l'air; et peut-être ce « fibrillostracum » servirait-il comme réservoir d'oxygène (?).

Les trachées pénètrent dans l'hypoderme, et je les ai trouvées quelquefois dans le fibrillostracum, mais je n'ai pas constaté de combinaison entre les trachées et les fibrilles de cette couche.

Si mon hypothèse est exacte, il est nécessaire d'admettre pour ce genre non seulement que l'acide carbonique sort par la peau, mais encore que l'oxygène lui-même pénètre par cette même voie.

Les individus de ce genre mènent une existence amphibie ; tantôt on les trouve dans l'eau, tantôt sur la terre humide, et tantôt sous des pierres; de même que pour les Acariens ordinaires d'eau douce, l'absorption de l'oxygène peut donc également ici s'effectuer dans l'eau.

La particularité si intéressante que présente la *Smaris* d'être privé de stigmates, éloigne ce genre des *Prostigmata* proprement dits, et j'avais même pensé à proposer le nom

de *Micro-stigmata* pour ces Acariens munis de trachées fines, mais dépourvus des grands stigmates ainsi que des grands troncs trachéens qui traversent les mandibules au côté dorsal du rostre. Mais après avoir étudié l'anatomie interne de la *Smaris*, je trouve qu'il vaut mieux maintenir le rapprochement de ce genre et des familles des *Trombidiidæ*, *Bdellidæ*, *Anystidæ*, *Rhyncholophidæ*, *Eupodidæ*, etc., et de les réunir dans l'ordre (ou peut-être sous-classe) des *Prostigmata*, en se rappelant cependant que ce nom n'est pas strictement exact en ce qui concerne le genre *Smaris*.

En général, les auteurs s'accordent sur ce point que les genres *Trombidium*, *Ottonia*, *Anystis*, *Erythræus*, *Rhyncholophus* et *Tarsotomus*, représentent un état de développement très élevé, le plus élevé même, probablement, de tous les Acariens. Mes recherches anatomiques m'ont rallié à cette opinion. Quant au genre *Smaris*, la question se présente de savoir si l'absence de stigmates et de troncs trachéens parcourant les mandibules est primitive, ou si elle est le résultat d'une régression. Autrement dit, ce genre *Smaris* représente-t-il une forme primitive, ou une forme dégradée dans laquelle les troncs et les stigmates ont disparu?

Je ne puis incliner vers cette dernière interprétation. Dans d'autres formes, dont le système trachéen est dégradé et rudimentaire (*Halacaridæ*), on trouve au contraire que les trachées fines ont disparu (Lohmann [**139**] (p. 40), et que les troncs, et surtout les pièces sigmoïdes, sont conservés, mais devenus indépendants de la fonction respiratoire.

Ici, les trachées sont bien développées ; on ne peut donc pas, d'après cette analogie, rapprocher le genre *Smaris* des formes dégradées comme les *Halacaridæ*. Les *Smaris* ne sont pas non plus parasites (comme les *Syringophilus*, *Myobia*, *Pediculoïdes*), du moins à l'état adulte ; ils sont au contraire tout aussi libres que les *Rhyncholophus*, *Trombidium*, *Thyas*, ou *Limnochares*.

Je vois, dans la *Smaris expalpis*, un Acarien plus *primitif* du groupe des *Prostigmata*, et le reste d'un type ancien

dans lequel les trachées étaient développées en tubes fins, pour faciliter le transport de l'oxygène jusqu'aux diverses régions du corps; mais, dans ce type ancien, les troncs trachéens et leurs stigmates ne sont pas encore développés.

La *Smaris* offre du reste, à plusieurs égards, des caractères primitifs qui ne se retrouvent pas dans les formes voisines; il en est ainsi, par exemple, pour le rostre, les pattes, les glandes salivaires, la peau, les organes génitaux.

Il est probable que les *Rhyncholophidæ* ne dérivent pas directement du genre *Smaris*, mais d'une autre branche voisine de la même souche. C'est pourquoi je trouve nécessaire d'établir une famille nouvelle : celle des *Smaridæ*, pour le genre *Smaris*, qui est, jusqu'à présent, le seul, parmi les Acariens prostigmatiques, où l'on n'ait pas trouvé de troncs trachéens et de stigmates.

CHAPITRE IV

APPAREIL DIGESTIF

L'appareil digestif des Acariens est bien connu dans un certain nombre de formes, grâce aux recherches et aux descriptions des auteurs précédemment cités : Pagenstecher [187], Kramer [123], Croneberg [48 et 49], Henking [89], Nalepa [171 et 172], Winkler [288], Michael [152, 154, 156 et 157], Pollock [200], Nordenskiöld [181] et Berlese [19, 20, 22 et 25].

A. — Organes buccaux.

Les organes buccaux (mandibules, maxilles, bouche) et le pharynx ont été, en outre, maintes fois décrits minutieusement par divers systématiciens, et notamment dans les Acariens d'eau douce par Kœnike. Après avoir étudié en détail les pièces buccales de quelques espèces (surtout de l'*Eulaïs*), G. Haller [84] a fondé sur les résultats de ces études une nouvelle théorie, d'après laquelle les Acariens formeraient une classe à part, très différente des *Arachnoidea*, et plutôt alliée aux Crustacés, ce qu'on voit aussi par la ressemblance des larves.

Cette théorie est très ingénieuse ; peut-être est-elle exacte, mais il faut convenir qu'elle n'est pas encore suffisamment motivée. Il est assez osé de baser une théorie aussi importante, surtout sur quelques pièces chitineuses de la bouche, spécialement sur de petites pièces assez peu importantes, et dont la nature et l'origine est difficile à expliquer.

Haller a cru pouvoir distinguer cinq pièces buccales différentes, ce sont : le labium supérieur, les mandibules, les premières maxilles, les secondes maxilles (ou « drittes Kieferpaar ») et le labium inférieur. C'est là une hypothèse

non confirmée jusqu'à présent et surtout douteuse au point de vue de l'embryogénie. D'ordinaire, on ne distingue dans les Acariens que des mandibules, des maxilles soudées avec leurs palpes et peut-être un labium inférieur. Les plaques basales des maxilles et peut-être le labre forment le rostre, qui, d'ordinaire, est ouvert du côté dorsal comme une gouttière.

Dans quelques genres (*Rhyncholophus*, *Erythræus*, *Hydrachna*, *Smaris*), les mandibules sont longues, styliformes, uniarticulées ; elles restent ordinairement à peu près horizontales, et sont profondément enfoncées à l'intérieur du corps, en partie à l'arrière du rostre.

Dans la plupart des Acariens prostigmatiques, les mandibules sont relativement courtes, biarticulées, et restent presque verticales, ou inclinées, sur la partie antéro-supérieure du rostre, comme dans une gouttière. Elles exécutent des mouvements d'arrière en avant, et de haut en bas, mais jamais latéralement comme chez les Araignées.

J'insiste sur ce fait que la forme, la position et les mouvements de ces mandibules sont profondément différents de ce qui existe dans les Araignées proprement dites.

Les mandibules en crochets, de même que les mandibules styliformes, fonctionnent comme organes piquants ou perçants. Il n'existe pas d'organes masticateurs. On trouve souvent une sorte de membrane (« Mandibelhäutchen »), qui forme, avec la griffe, comme une pince rudimentaire. Dans ce même endroit, je crois avoir aperçu de petites glandes.

Il existe une échancrure dans la partie postérieure de l'article basal, entre les deux mandibules, qui sont très rapprochées l'une de l'autre ; c'est par cette échancrure que les deux troncs trachéens passent à l'extérieur. Lorsqu'il s'agit de formes aquatiques, on trouve ici des pièces sigmoïdes faites d'une chitine dure (troisièmes maxilles de Haller), qui servent à mouvoir les extrémités des troncs, et renforcent aussi les mouvements des mandibules.

Les palpes maxillaires sont ordinairement formés de cinq

articles et bien développés. Leur dernier article forme souvent une pince avec un prolongement de l'avant-dernier, prolongement qui, en général, finit par une griffe.

Dans plusieurs formes terrestres (*Rhyncholophus*, *Trombidium*, *Anystis*), le dernier article présente un appendice tactile dans lequel j'ai trouvé des cellules nerveuses (Cf. Henking [**89**]). Les palpes des *Bdellidæ* sont même tout à fait tactiles, infléchis et fixés sur les côtés du rostre.

Outre la griffe terminale, le quatrième article possède, dans l'*Erythræus* et dans plusieurs espèces des genres *Ottonia*, *Anystis*, *Tarsotomus* un certain nombre d'épines ou griffes auxiliaires qui indiquent, elles aussi, les mœurs carnivores de leurs possesseurs. Ceux-ci se nourrissent de divers petits animaux, surtout d'Insectes, par exemple de Thysanoures et de Collemboles. Courant très vite, ils attrapent et maintiennent leur proie par ses palpes et ses pattes antérieures, la perforent de leurs mandibules aiguës, et extraient ses sucs par succion.

Les Acariens prostigmatiques d'eau douce vivent ordinairement d'une manière analogue et se nourrissent d'animaux aquatiques, surtout de Daphnies, d'Insectes, et d'autres Acariens. Autant que nous pouvons le savoir maintenant, c'est un fait général que les Acariens prostigmatiques n'introduisent jamais des proies solides dans leur tube digestif. Dans l'intestin des Insectes et des Phalangidés, par exemple, j'ai souvent trouvé des fragments de plantes, ou des pattes et des ailes d'Insectes avalés; mais je n'ai jamais vu ceci chez les Acariens prostigmatiques.

D'un autre côté, quand on examine un animal qui a été pendant un certain temps la proie d'un Acarien, et dont les sucs ont été absorbés, on trouve que ce sont non seulement les sucs proprement dits qui ont été extraits, mais encore les organes internes eux-mêmes ; les glandes, le tube digestif, les ovaires, les muscles même sont disparus.

J'ai examiné à plusieurs reprises de grands *Eulaïs* qui avaient servi de nourriture à plusieurs individus de *Limne-*

sia maculata ou de *Curvipes Bruzelii*, et j'ai trouvé, alors que ceux-ci suçaient encore, que leur proie se trouvait simplement réduite à la peau et aux pièces de chitine dure, comme les pattes, les palpes, les mandibules. Il convient donc d'admettre que les Acariens, en suçant leur nourriture, sécrètent des liquides qui dissolvent celle-ci, et transforment les organes de la proie en un suc nutritif. On trouve d'ailleurs, dans les Acariens prostigmatiques, un grand nombre de « glandes salivaires » auxquelles on peut attribuer cette sécrétion.

Je décrirai ces glandes dans le chapitre suivant.

B. — Remarques sur le proctodeum.

Dans les Insectes, les Araignées, et, d'une manière générale, dans un certain nombre d'Arthropodes, le tube digestif se divise comme d'ordinaire en trois régions : 1° l'intestin antérieur, préintestin ou stomodeum ; 2° l'intestin moyen ou mésentéron; 3° l'intestin postérieur ou proctodeum (intestin grêle, gros intestin, rectum et anus).

Dans certains ordres et familles d'Acariens (*Metastigmata*, *Tyroglyphidæ*, *Phytoptidæ*, etc.), on retrouve ces trois mêmes régions; mais chez les Acariens prostigmatiques adultes, la dernière région, ou proctodeum, fait défaut, et un anus véritable n'existe pas.

Cette question (« die Enddarmfrage ») a été très discutée ; pour ma part, je nie l'existence d'un rectum chez tous les *Prostigmata* examinés jusqu'ici, y compris l'*Hydryphantes*.

Je trouve nécessaire d'insister sur cette négation, parce qu'on peut lire encore dans le « Tierreich », paru en 1901 (Piersig's, Hydrachniden, p. 5), une phrase qui affirme l'existence d'un anus dans quelques genres d'Acariens d'eau douce (1).

(1) « Obwohl bisher nur bei wenigen Gattungen eine Ausmündung des Enddarmes *nachgewiesen ist.* »

Cette phrase se réfère à la découverte malheureuse de SCHAUB [**216**, *a*] (p. 24, Pl. I, fig. 1, Ed.), qui a cru voir l'ouverture du tube digestif dans l'orifice « préanal » figuré par G. HALLER [**82**] (p. 48, Pl. III, fig. 4 et 11). Place a été faite à cette découverte dans plusieurs travaux suivants, mais elle est complètement fausse, ainsi que l'ont montré POLLOCK [**200**] (p. 25-27) et NORDENSKIÖLD [**181**] (p. 25). L' « orifice préanal » n'est pas un véritable orifice, mais une partie d'une plaque chitineuse *solide*, servant à la fixation des muscles, ainsi que je l'ai vu moi-même sur des préparations de l'*Hydryphantes ruber*.

Autant que je puis en juger par analogie d'après des préparations du *Diplodontus despiciens*, « l'anus proprement dit », signalé et dessiné par BARROIS chez le *Diplodontus scapularis* [**14**] (p. 5, et fig. 3, A*n*.) n'existe pas ici non plus; mais je n'ai jamais examiné cette dernière espèce. Il est probable que BARROIS s'est laissé influencer et tromper par SCHAUB.

La théorie de ce dernier a gêné MICHAEL [**156**] (p. 491), pour l'homologation de l'organe excréteur ou des tubes de Malpighi avec le rectum. MICHAEL a montré que le rectum et l'anus font défaut dans le *Panisus petrophilus*, le *Molgus*, la *Bdella* et le *Scirus*. Les recherches de M. KARPELLES [**100**], qui décrit un rectum dans la *Bdella arenaria*, ne paraissent pas suffisamment exactes pour que l'on puisse leur accorder confiance. D'un autre côté, l'existence d'un rectum proprement dit est niée encore par CRONEBERG [**48** et **49**] pour l'*Eulaïs* et le *Trombidium*, par HENKING [**89**] pour le *Trombidium*, par POLLOCK [**200**] pour l'*Hydrachna* et l'*Hydryphantes*, par NORDENSKIÖLD [**181** et **182**] pour l'*Hydryphantes* et la *Rhagidia* (*Norneria*), par LOHMANN [**139** et **198**] pour les Halacaridés adultes.

J'ai souvent cherché cette « ouverture anale » supposée, mais je ne l'ai jamais trouvée dans les Acariens prostigmatiques. Parmi tous les exemplaires de ceux-ci que j'ai examinés, je n'ai ici trouvé qu'une seule ouverture : celle de l'organe excréteur, qui n'a aucune communication directe

avec le tube digestif. Ce qui peut simuler une « ouverture préanale » n'est qu'un point situé entre les muscles sur la plaque anale. Berlese [22] se sert de l'expression « proctodeum », mais il l'emploie dans le sens où nous prenons celle d' « organe excréteur ».

La question de l'intestin postérieur étant ainsi débattue, je dirai quelques mots de l'intestin antérieur.

C. — Stomodeum.

Le stomodeum se compose de deux parties : le pharynx et l'œsophage.

1. Le *pharynx* se présente sous forme d'un tube assez long, situé au côté ventral du rostre, quelque peu recourbé, et ordinairement formé par deux demi-tubes ou gouttières chitineuses; sur le demi-tube supérieur surtout, se fixent une série de muscles. Les contractions de ceux-ci élèvent cette gouttière supérieure ou ses différentes parties, le tube s'élargit ainsi jusqu'à son extrémité postérieure, et les sucs de la proie entrent dans cet espace élargi. Les muscles antérieurs se relâchant ensuite, la partie antérieure du tube se referme, et les sucs sont repoussés vers la partie postérieure du pharynx et finalement introduits dans l'œsophage.

Le pharynx, et son action de pompe aspirante, ont été décrits à diverses reprises par des anatomistes ou même par des systématiciens; mais ils l'ont été parfois avec inexactitude, par exemple par Schaub [216, *a*] (p. 22, Taf. I, fig. 1, et Taf. III, fig. 6). Cette dernière description a été corrigée par Michael [154] (p. 181-182, et Pl. IX, fig. 23), et par Pollock [200] (p. 16-17).

Il existe, dans plusieurs genres, des différences de détail dont l'exposé excéderait les limites de ce travail. Je ferai remarquer que le pharynx de la *Lebertia* est fortement élargi à son extrémité postérieure, muni d'une chitine épaisse, et que celui de l'*Eulaïs* est souvent très élargi. Pour le reste de ces détails, je renverrai aux descriptions de

Kœnike [**113** et **114**], de divers autres auteurs, et de moi-même [**228**, **235**, **250**].

Les figures que je donne ici de l'*Erythræus* (fig. 9), de la *Limnesia* (fig. 23) et de la *Thyas* (fig. 22) manifestent quelques différences. Le genre *Smaris* (Pl. II, fig. 4) s'éloigne beaucoup du type ordinaire (*Trombidium*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Curvipes*), ce qui est dû à la construction particulière du rostre. Celui de la *Smaris* n'est pas très élargi en arrière, mais relativement long, presque cylindrique, et arrondi à l'extrémité antérieure. Le cylindre ainsi réalisé par le rostre est très étroit et renferme un certain nombre d'organes, notamment les mandibules et plusieurs longs canaux d'excrétion pour les glandes salivaires ; le pharynx et ses muscles ne peuvent donc occuper ici qu'un espace très restreint, et sont réduits au minimum.

La longueur des muscles est surtout très réduite. Les parois du pharynx ne sont pas fortement chitinisées dans le genre *Smaris*, et sa partie postérieure, molle, passe insensiblement à l'œsophage.

2. L'*œsophage* possède des longueurs très différentes dans les diverses espèces, ce qui dépend de la position du grand ganglion nerveux, et de celle du ventricule stomacal où débouche l'œsophage. Il faut parfois que celui-ci fasse un long détour vers le bas, puis se relève, avant d'arriver à l'estomac.

Le plus souvent (par exemple dans les *Thyas*, *Lebertia*, *Limnesia*, *Hygrobates*, *Curvipes*), l'œsophage se dirige en arrière, à partir du pharynx, traverse le ganglion nerveux (qu'il divise en un ganglion sus-œsophagien et un ganglion sous-œsophagien), puis décrit une courbe élégante avant de remonter vers le ventricule, qu'il rejoint dans un élargissement en forme d'entonnoir.

La structure histologique de l'œsophage de l'*Hydryphantes* est ainsi décrite par Schaub [**216**, *a*] (p. 22) :

« L'œsophage est revêtu intérieurement de petites cellules ovales, et il a un diamètre de $0^{mm},008$. »

La description de Pollock [200] (p. 17) pour l'*Hydrachna* n'est pas plus détaillée :

« L'œsophage, dit-il, est un simple tube d'environ $0^{mm},518$ de longueur, et 26 μ de diamètre. Ses parois, légèrement musculaires, sont revêtues d'une membrane épithéliale délicate. »

La description de Henking [89] (p. 571) ne renferme presque rien sur l'histologie de l'œsophage du *Trombidium* :

« Après l'appareil aspirateur vient un œsophage cylindrique délicat. »

De l'œsophage du *Panisus* (*Thyas*), Michael [154] dit seulement ceci (p. 184) :

« L'œsophage (fig. 20, 23, *œ.*) est un tube d'environ $0^{mm},25$ de longueur, et dont les dimensions restent égales partout; il traverse directement le cerveau de la manière ordinaire, et entre dans la partie inférieure du ventricule, dans la ligne médiane, à environ $0^{mm},02$ en arrière du cerveau. »

Dans les genres *Bdella* et *Molgus*, Michael [156] (p. 487-489) a fait une découverte très intéressante pour l'anatomie comparée. Il y a retrouvé, comme cela existe chez certains Insectes, un grand « estomac suçant », ou, plus correctement, un *receptaculum cibi*, qui se détache de la première partie de l'œsophage, et occupe un vaste espace entre le ganglion nerveux et les grosses glandes salivaires.

Cet organe paraît caractéristique de la famille des Bdellidés; ou du moins, jusqu'ici, on ne l'a observé dans aucune autre famille d'Acariens.

Michael se prononce ainsi [156] (p. 487) au sujet de l'œsophage du *Molgus* (*Bdella*) :

« L'œsophage vient immédiatement après le pharynx, c'est, comme d'ordinaire, un long tube membraneux, placé dans la ligne médiane du corps, et courant directement à travers le centre du cerveau; sa course se fait en arrière et légèrement vers le haut. Nous devons noter qu'il est quelque peu plissé en replis bas et longitudinaux, pour

permettre l'extension et la contraction; il se colore difficilement, en général, mais certains petits noyaux dispersés sur sa surface externe se colorent avec intensité. Les replis, et certaines proéminences de la surface intérieure de l'œsophage, rendent la lumière très irrégulière (fig. 28) dans la plus grande partie de la portion antérieure de l'organe; cependant, la lumière est, en un point, circulaire et extrêmement petite. Quelque chose de semblable à cette lumière irrégulière est figuré, mais non décrit, par NALEPA [17] dans le *Tyroglyphus*. »

Dans la *Rhagidia* (*Norneria*), M. NORDENSKIÖLD [182] (p. 8) a observé un élargissement de l'œsophage situé immédiatement avant son débouché dans le ventricule. De l'histologie, il ne dit que ceci : « Cet œsophage forme un tuyau à parois assez minces » ... « et débouche dans le ventricule hépatique. »

Je ne trouve aucune des indications histologiques ci-dessus mentionnées assez complètes. L'œsophage des espèces que j'ai examinées à cet égard (par exemple *Thyas dentata*, *Hydrachna globosa*, *Lebertia obscura*, *Erythræus regalis*, *Rhyncholophus norvegicus* et *vertex*) se compose de trois couches différentes, qui sont les suivantes :

Une membrane externe mince, une couche de cellules hypodermiques et une membrane interne : « Intima » (fig. 24).

La membrane externe est construite comme la basale de la peau; on y rencontre quelques noyaux minces, fusiformes, et on peut regarder cette membrane comme une simple continuation de la basale de la peau.

Je considère ainsi tout l'œsophage comme une invagination de la peau, étant sans doute d'origine ectodermique. Ceci explique d'ailleurs très bien toute la structure de l'œsophage. La couche hypodermique se continue directement dans celui-ci; les cellules en sont un peu modifiées, elles sont très petites et allongées, mais facilement reconnaissables à leurs noyaux ovoïdes, qui se colorent

de la même manière que ceux des cellules hypodermiques.

La membrane interne se présente comme une continuation directe de la chitine du pharynx, mais elle est beaucoup plus mince et molle. Pourtant, j'ai parfois trouvé une partie plus épaissie, et relativement dure.

Dans plusieurs espèces, le lieu de passage de l'œsophage dans le ventricule est rendu très intéressant, par suite de la formation des valvules œsophagiennes, déjà signalées par M. Pollock [200] (p. 17 et fig. 15, 18), dans l'*Hydrachna* et le *Diplodontus*. On les trouve aussi, mais moins développés, chez quelques Insectes (Phasmes) (Cf. Sinety [225], p. 31) et chez quelques *Astigmata*.

Leur développement est très différent suivant qu'on l'observe dans les divers genres. Dans les genres *Curvipes*, *Bdella*, *Trombidium*, ces valvules ne sont pas bien développées; dans les genres *Hydrachna* et *Lebertia* elles forment un anneau court; enfin, dans les genres *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Limnesia*, *Hygrobates* et plusieurs autres, elles se prolongent à une distance considérable dans l'intérieur du ventricule en forme de tube.

Le rôle de ces valvules est d'empêcher la nourriture liquide de refluer dans l'œsophage. C'est surtout sur mes coupes de la *Thyas*, de l'*Erythræus* et du *Rhyncholophus*, que j'ai pu constater leur formation (fig. 24 et 26).

L'œsophage se joint au ventricule par l'intermédiaire d'une sorte de tube, ou d'entonnoir, formé par la continuation de celui-ci (fig. 22). Dans les genres sus-nommés, une partie de l'œsophage s'invagine dans le ventricule. On peut, par exemple dans l'invagination de l'*Erythræus regalis*, voir nettement une membrane médiane, et, sur les côtés, des cellules allongées (fig. 26).

Dans les genres *Limnesia*, *Thyas* et *Hygrobates*, la membrane interne se prolonge encore plus loin, et forme parfois des plis qui peuvent fermer hermétiquement le ventricule (fig. 24, 25). Les plis de l'*Intima* m'ont paru en général très accentués dans tout l'œsophage de la *Thyas dentata*,

soit que j'aie rencontré des exemplaires spécialement développés à cet égard, soit qu'il y ait là un fait particulier à cette espèce ou à ce genre (fig. 24).

Dans plusieurs Insectes (Phasmes), cette invagination est asymétrique, unilatérale, tandis qu'elle est bilatérale, ou plutôt rayonnée, chez les Acariens prostigmatiques.

Pour bien comprendre toute l'importance de ces valvules, il faut se rappeler qu'il n'y a pas dans les *Prostigmata*, comme dans beaucoup d'autres Arthropodes, de muscles puissants qui ferment l'œsophage. On ne trouve que chez quelques Acariens, seulement, des muscles entourant l'œsophage; mais, chez d'autres, celui-ci n'est accompagné que de trachées, qui le suivent dans son passage à travers les ganglions nerveux.

D. — Mésentéron ou intestin moyen.

La forme extérieure du ventricule présente plusieurs variations, quant au nombre et à la grandeur de ses diverticules, et aussi quant à la forme et à la taille de sa partie centrale. Je n'insisterai pas en détail sur ces faits, et renverrai le lecteur aux observations faites par Pagenstecher [**187**], Croneberg [**48** et **49**], Schaub [**216**], Michael [**154** et **156**], Pollock [**200**], et de nombreux systématiciens.

Dans le *Panisus petrophilus* (d'après Michael), et dans l'*Hydrachna inermis* (d'après Pollock), la partie centrale fait défaut, et le ventricule se présente sous forme d'un carré ou d'un anneau horizontal, d'où partent les diverticules. Michael [**154**] (p. 184-185) donne comme explication probable que deux diverticules postérieurs sont soudés dans la ligne médiane. Je préférerais admettre que l'organe excréteur du côté dorsal, et les organes génitaux (ovaires ou testicules) du côté ventral, en s'invaginant profondément dans les cavités du ventricule, en ont pénétré ou repoussé la partie centrale. En tout cas, ce ne sont là que des hypothèses; elles ne peuvent être ni admises ni rejetées défini-

tivement qu'après des recherches sur le développement.

La conformation ordinaire du ventricule est celle d'un sac central muni de diverticules. La forme de ceux-ci et de celui-là est très changeante, et varie même dans un individu unique avec le degré de remplissage et de développement des organes génitaux, surtout des ovaires. Le nombre des diverticules est le plus fréquemment de dix : un antérieur, un postérieur, et, de chaque côté, quatre autres qui se ramifient parfois en deux petites branches. Je signalerai que ces mêmes dispositions existent dans l'*Erythræus* et les *Rhyncholophus* ; dans quelques espèces de ce dernier genre, les ramifications sont particulièrement nombreuses.

Je dois maintenant attirer l'attention sur un fait remarquable présenté par exemple par l'*Erythræus* : c'est que les diverticules latéraux correspondent aux huit pattes, et se dirigent même souvent vers celles-ci, disposition qui rappelle d'une manière frappante le prolongement du tube digestif dans les pattes des Phalangidés et des Pycnogonidés. Je n'insisterai pas davantage sur ces faits, et passerai sans plus tarder à l'étude de la structure histologique du ventricule.

Je n'ai pas trouvé de différences remarquables entre les cellules des diverticules et celles de la partie centrale ; elles paraissent toutes fonctionner de la même manière, comme cellules absorbantes, élaborantes et sécrétantes. Les descriptions de ces cellules sont assez nombreuses ; je vais citer les plus importantes.

La dernière de ces descriptions, qui est celle de M. Nordenskiöld [**182**] (p. 8-9, fig. 1-3), est assez curieuse :

« La structure histologique du ventricule hépatique de *Norneria* est plus compliquée que celle d'aucune autre forme connue d'Acariens, quant à son anatomie. La paroi du ventricule se compose de deux couches, à savoir : premièrement, une membrane mince, qui limite extérieurement le sac stomacal, et, deuxièmement, une couche de grandes houppes claviformes (« Keulenförmige Zotten »), qui se

dirigent d'une manière compacte de la paroi de l'estomac jusque dans l'intérieur du sac stomacal. Ces houppes sont unicellulaires, elles ont des parois membraneuses minces, un contenu finement granuleux, et un noyau parfois très distinct. Mais, très souvent, toutes les cellules sont complètement remplies d'une substance fortement réfringente, distribuée en gouttes, de telle sorte que leur contenu primitif devient complètement invisible. Ces gouttes ne peuvent être que de la nourriture absorbée, et les formations en houppes servent naturellement à accroître la surface absorbante que l'estomac présente à la nourriture. Elles jouent ainsi le même rôle que les nombreux élargissements lobulaires du sac stomacal de quelques Trombidiens, par exemple de l'*Eylaïs*. »

Je ne comprends pas bien ce que veut dire la phrase : « ... une grande houppe unicellulaire... avec un noyau parfois distinct... » A mon sens, il s'agit d'une cellule, et rien de plus ; ce n'est ni une houppe, ni un élargissement du ventricule ; et si l'on peut conclure à quelque chose, d'après les figures 1 et 3 de M. Nordenskiöld, il ne s'agit pas de houppes, ni de replis, mais seulement des cellules ordinaires du ventricule.

M. Nordenskiöld a observé, en 1899, dans le ventricule du *Norneria* (*Rhagidia*), une « structure histologique plus compliquée » que dans les autres Acariens examinés. Tout au contraire, je trouve que cette structure est complètement analogue à celle des autres Acariens prostigmatiques que j'ai étudiés, structure qui est beaucoup mieux décrite, par exemple, par Henking, en 1882, et par Michael, en 1895 et en 1896.

Je trouve important de vérifier si les parois du ventricule, dans les Acariens prostigmatiques, ne possèdent pas de replis (« houppes »), ou invaginations parce qu'on rencontre ces formations dans le ventricule des Phalangidés, par exemple, qui sont regardés comme voisins des Acariens.

Il n'y a pas ici non plus une « bordure en brosse » (« Härchensaum » de Frenzel), comme on peut en trouver une sur les cellules du mésentéron des Insectes.

Je vais citer les passages de Henking et de Michael, sur la structure histologique du ventricule, parce que leurs indications ont une grande valeur.

Henking [89] décrit ainsi la structure du ventricule dans le *Trombidium fuliginosum* (p. 571) :

« La paroi de l'estomac hépatique (« Lebermagen ») consiste en une tunique propre (fig. 9, *tp.*), qui, du côté de la lumière de celui-ci, porte des cellules de diverses grandeurs, rarement isodiamétriques, le plus souvent cylindriques, ou en forme de longues massues (fig. 9, *vz.*). Celles-ci possèdent un contenu finement granuleux ou bien vésiculeux, et, dans leur moitié inférieure, se trouve un noyau globulaire (fig. 9, *k.*), qui, dans les cellules les plus grandes, mesure $0^{mm},011$. Assez fréquemment, il n'y a qu'un seul noyau situé presque au centre, et présentant, sous de forts grossissements, des rayonnements établis en étoile. On peut interpréter ces rayons comme faisant probablement partie d'un réseau nucléaire, qui, d'ailleurs, ne peut se laisser reconnaître. Parmi les plus grandes cellules de l'estomac hépatique, on en trouve aussi beaucoup qui, à côté de leur plasma granuleux, contiennent une quantité plus ou moins grande de granules d'apparence sombre. Ceux-ci se trouvent surtout à l'extrémité supérieure libre des cellules (fig. 9, *g.*). Alors cette substance se ramasse à l'extrémité, et celle-ci se distingue bien de la partie plus claire de la cellule. Puis cette cellule commence à se rétrécir, au-dessous de l'extrémité (fig. 9, *g'*), le rétrécissement devient de plus en plus profond (fig. 9, *g''*), et finalement il doit probablement aboutir à une séparation totale, parce que l'on trouve de ces extrémités cellulaires arrondies et libres dans la cavité de l'estomac hépatique (fig. 9, *s.*). Son contenu ne doit pas être très différent des substances trouvées dans le rectum, et nous avons ainsi, présents dans ceux-ci, des produits nutritifs sécrétés

par les cellules. R. Rössler [213] (p. 677) rapporte quelque chose de semblable pour les Phalangidés : « Quand les cellules des diverticules de l'intestin moyen s'accroissent, elles se remplissent de globules de graisse, prennent une apparence cylindro-claviforme, et se rétrécissent à leur base; elles sont, alors, complètement bourrées de granulations surtout à leurs extrémités. » Puis (p. 678) : « Elles ne se séparent pas, mais la membrane cellulaire se déchire et vide son contenu. »

Des masses irrégulières et de différentes formes, d'une substance finement granuleuse, sont probablement des matières nutritive absorbées par l'animal (fig. 9, *na.*). Cette substance est trop indécise, quant à ses éléments, pour que l'on puisse juger de son origine.

L'estomac hépatique est lié aux autres organes et maintenu dans sa position par un tissu conjonctif formé de filaments granuleux, sans noyaux reconnaissables, dont les fibres s'enchevêtrent irrégulièrement les unes dans les autres (fig. 9, *b.*) ».

Michael [156] (p. 489, fig. 6, 34, 43) décrit à peu près ainsi l'histologie du ventricule du *Molgus* (*Bdella*) :

« L'extérieur de l'organe est une fine tunique propre, si délicate qu'il est généralement impossible de disséquer le ventricule sans la déchirer; du côté interne de cette tunique, il y a une série unique de grandes cellules épithéliales en forme de colonnes, avec de petits noyaux ovales, d'environ 8 μ de diamètre, très clairement nucléolés, et placés près de l'extrémité extérieure des cellules. Les cellules elles-mêmes varient beaucoup, quant à leur forme et à leur taille, dans différentes parties du ventricule, et naturellement aussi, dans les divers individus; celles du côté dorsal du ventricule sont généralement plus longues que celles du côté ventral. Dans un spécimen adulte mâle bien nourri, de *B. Basteri*, les cellules ont ordinairement de $0^{mm},04$ à $0^{mm},12$; elles sont encore plus longues chez la femelle. La portion externe des cellules est remplie d'un protoplasma finement

réticulé ; la partie interne, la plus rapprochée de la lumière est généralement parsemée de gouttelettes de nourriture, précisément semblables à celles qui sont contenues dans l' « estomac suçant » ; ceci est encore plus marqué dans la femelle que dans le mâle, mais, dans les deux sexes, les portions internes des cellules sont ordinairement remplies de ces gouttelettes. La digestion paraît être intracellulaire ; on ne trouve généralement, dans la lumière, ni amas d'aliments ni masses, et seulement très peu de matières nutritives, à moins que l'animal n'ait été tué pendant qu'il mangeait ; tout est dans les cellules. Le processus décrit par Henking, d'après lequel les extrémités internes de quelques-unes des cellules deviennent de plus en plus pleines d'une matière granuleuse foncée, puis s'étranglent et tombent dans la cavité du viscère, s'observe également dans la *Bdella*, mais il y paraît beaucoup moins fréquent, et d'un degré beaucoup plus faible que dans l'Acarien de Henking. »

M. Pollock [**200**] (p. 18-19) s'exprime notamment ainsi sur les cellules digestives :

« Les parois de l'estomac consistent en une délicate membrane externe, et un revêtement de cellules épithéliales glandulaires. Ces cellules donnent naissance à d'autres, qui se détachent de la paroi stomacale, et se mélangent à la nourriture contenue dans l'estomac. Il y a peu de doute qu'elles ne soient les principaux agents de la digestion. Croneberg et Henking parlent de celles qui ont une couleur brune et représentent le foie. Kramer et Claparède parlent du foie des Hydrachnides comme d'un organe défini. J'ai examiné ces cellules digestives sur des coupes de différentes espèces, et suis arrivé à cette conclusion que la couleur brune, si souvent mentionnée, n'est pas due aux cellules digestives, mais plutôt à la nourriture elle-même... ».

« ... Dans l'*Hydrachna inermis*, les cellules se présentent d'abord comme étant plates, et revêtant la membrane externe ; en s'accroissant, elles prennent une forme plus ronde et s'étendent ensuite dans la cavité stomacale ; à un certain

stade, elles se divisent, et donnent naissance aux cellules nouvelles ; quelques-unes de celles-ci se détachent de la paroi et se mélangent à la nourriture. »

« Dans le *Diplodontus despiciens*, parfois les nouvelles cellules ne se détachent pas elles-mêmes tout d'un coup, mais se réunissent aux autres jusqu'à ce qu'une couche épaisse de plusieurs cellules soit formée... »

Les procédés de digestion chez les Acariens sont le plus exactement étudiés par A. Berlese [22]. Je citerai un peu sur le *Trombidium fuliginosum* (p. 149), « Ghiandola addominale », « Le tasche ciechi » :

Les sacs, ou diverticules, du ventricule présentent :

a. Une tunique propre, anyste, avec des noyaux épars ;

b. Un épithélium composé de cellules stratifiées, pavimenteuses, dont les premières sont petites, les secondes grandes et pyriformes, et les suivantes globuleuses, libres et séparées. Parfois les cellules pyriformes ou claviformes sont directement implantées sur la tunique. Celles-ci, comme celles qui sont libres, contiennent :

1° Un noyau, qui persiste longtemps encore dans les cellules libres ;

2° Des globules ronds ;

3° Des gouttes de ferment, plus rares dans les cellules fixées, où elles ne sont représentées que dans la partie apicale, ou sont même complètement absentes, mais toujours présentes en abondance dans les cellules libres ;

4° Granules excrémentitiels ;

5° Corps étrangers (adventifs).

Les sacs hépatiques constituent une grosse glande abdominale, multilobulée, qui embrasse presque complètement, et sur presque tout son parcours, le rectum ou seconde partie du tube digestif, et si étroitement que les tuniques de l'un et de l'autre organe sont jointes en une seule.

Berlese parle ensuite (p. 157), de la façon suivante, des divers produits contenus dans les cellules mûres ;

« Nous pouvons constater que, dans les cellules mûres

de l'épithélium des sacs hépatiques, il entre toujours d'ordinaire, chez les Acariens, les corps suivants :

1° Gouttes de substance grasse ;

2° Globes sphériques d'autre nature ;

3° Concrétions des cristaux, des substances excrémentitielles ;

4° Un liquide digestif spécial ;

5° Corps étrangers divers.

« Ajoutons à tout cela le noyau. » « ... Les gouttes de graisse sont beaucoup moins fréquentes qu'on ne pourrait le croire. La réaction de l'acide osmique, la solubilité dans les essences, le chloroforme, le sulfure de carbone, l'éther, etc., comme la forme parfaitement sphérique et la réfringence le manifestent immédiatement, et ceci se retrouve chez tous les Arthropodes et dans les cellules à tous les âges. »

. . . . . .

L'essence, les hydrocarbures, le chloroforme, le xylol, l'éther, les alcools, même à chaud, n'ont pas d'effet dissolvant sur certains globules ou sphérules insolubles.

« La preuve par décoloration établit les faits suivants, sans qu'il reste le moindre doute sur leur constance (Scorpion, Araignée) :

« 1° L'acide nitrique concentré colore ces sphérules en jaune-citron tendant à l'orange ;

« 2° L'acide chlorhydrique bouillant (dans un temps moins long, avec l'acide concentré) réunit tous les globules en une masse qui acquiert lentement une coloration violette sale ;

« 3° La teinture d'iode colore assez promptement tous ces globules en jaune intense, avec tendance au rougeâtre ;

« 4° ... Si l'on ajoute à un peu d'eau, dans laquelle se trouvent un grand nombre de ces globules, une petite quantité de sucre et qu'on ajoute ensuite de l'acide sulfurique concentré, en chauffant légèrement pour faire évaporer l'eau primitivement introduite, tous les globules en suspension se réunissent promptement en une masse admirablement et puissamment colorée d'une belle teinte variant du rouge au violet. »

Comme tous les auteurs, en général, je trouve que le ventricule possède, extérieurement, une tunique propre, mais je l'ai souvent vu sous forme d'une membrane analogue à la basale de la peau. En quelques endroits, cette membrane est commune à plusieurs organes, par exemple aussi à l'organe excréteur; ou encore les parois du ventricule sont accolées à celles d'autres organes, comme les longues glandes salivaires tubulaires, l'ovaire, ou l'organe excréteur (fig. 31).

Les parois internes du ventricule sont uniformément revêtues par des cellules digestives spécifiques. Pour bien comprendre la structure de ces cellules, il faut se rendre compte de leur nature : elles se présentent comme des cellules glandulaires. On peut se rendre compte de ceci en examinant plusieurs exemplaires de la même espèce; on trouve ainsi des cellules très variées quant à leur forme et à leur contenu, d'après leur état fonctionnel. Berlese [22] appelle le ventricule « ghiandola ».

Sur des préparations de cellules fraîches, de *Diplodontus* par exemple, ou encore de *Limnesia*, on aperçoit des granules de dimensions et de couleurs variables, de grands grains bruns, et de petits granules bruns, jaunes ou verts, quelques-uns si petits qu'ils sont à l'extrême limite de la visibilité. En outre, on observe des gouttes de graisse jaunâtres ou claires, noircies par l'acide osmique.

Quel peut être le rôle spécifique de toutes ces granulations? Je ne puis répondre définitivement à cette question. D'après l'opinion ordinaire, plusieurs agiraient comme ferments. Ils sont apparemment très actifs, et l'on peut observer facilement cette activité et la rapidité de leurs mouvements (« Molekülarbewegungen kleinster Körner »), qu'on a attribué aux mouvements dans le suc du cytoplasma.

Ils sont le siège de vibrations perpétuelles, tout comme les Microbes, changent rapidement de place, et passent ainsi très vite d'un côté à l'autre d'une cellule. Même après que l'animal est tué, leurs mouvements se continuent pendant

plusieurs heures; et il en est ainsi quand la cellule est écrasée ou déchirée, surtout si celle-ci baigne dans un liquide physiologique, même dans l'eau ordinaire, ou mieux dans le suc même de l'animal.

D'ordinaire, ils exécutent des ondulations et vibrations sur place, mais parfois ils peuvent aussi franchir des distances considérables en dehors de la cellule.

En examinant des cellules à l'état vivant, il serait probablement possible de faire à ce sujet des observations extrêmement intéressantes, si l'on pouvait trouver des colorants ou autres réactifs favorables. Jusqu'à présent, je n'ai rien trouvé de semblable, et j'ai fait surtout des études histologiques sur des coupes.

J'ai vu clairement, ici, quels sont les grands changements qui se produisent dans l'aspect de la cellule après qu'elle a été traitée par les différents fixateurs et les autres liquides. Aussi indiquerai-je, pour chacune de mes figures, les fixateurs et colorants employés, et ceci plus spécialement encore pour les cellules en question, car je tiens à spécifier nettement que je ne les représente pas à l'état naturel, mais à un état modifié par l'emploi des réactifs.

Pour préciser exactement les diverses formes et les changements subis par les cellules digestives, il n'est pas suffisant de recueillir les animaux que l'on trouve, de les fixer par différents agents, même avec l'association de *méthodes convergentes* (Renaut), pour éliminer les causes d'erreur. On observe, en faisant ainsi, des cellules à un état de fonctionnement quelconque, difficile ou même impossible à déterminer exactement. Les belles recherches, ci-dessus citées, de Berlese [22] même, n'ont pas suffisamment fixé l'attention sur toutes les phases de digestion.

Il est nécessaire de procéder d'une façon plus systématique.

Les recherches expérimentales que j'ai commencées ont été poursuivies de la manière suivante. Après avoir capturé un grand nombre d'animaux, on choisit une ou plusieurs espèces sur lesquelles on se livre à des expériences physio-

logico-histologiques. Immédiatement après la capturation, on fixe quelques exemplaires de chaque espèce dans divers liquides fixateurs [par exemple : sublimé en solution aqueuse saturée, sublimé en solution alcoolique (ajouter 3 p. 100 acide nitrique), alcool absolu, alcool à 70°, 9/10e d'alcool à 60° + 1/10e d'acide acétique, acide acétique pur, acide picrique, liquide de Gilson, liquide de Flemming, liquide de Lindsay, liquide de Perenyi, bichromate de potasse, formol à 5 p. 100], et l'on note exactement la durée de fixation et de conservation, puis on prépare en vue des coupes qui se feront plus tard.

Ensuite, on isole, dans différents bocaux, le reste des animaux vivants, en plaçant chaque exemplaire seul dans un bocal; tous doivent être privés de nourriture. On fixe successivement un exemplaire de chaque espèce au bout des temps suivants : deux heures, trois heures, six heures, huit heures, douze heures, dix-huit heures, vingt heures, vingt-quatre heures, trente-six heures, deux jours, trois jours, quatre jours, cinq jours, sept jours, quatorze jours, vingt et un jours, vingt-huit jours, quarante jours, soixante jours, quatre-vingts jours et cent jours, pour déterminer les altérations survenues dans les cellules des animaux soumis au jeûne.

Pendant ce temps, d'autres individus sont abondamment nourris ; on en fixe quelques-uns immédiatement après leur repas, et d'autres au bout des temps ci-dessus indiqués : une heure, deux heures, trois heures, six heures, etc., après leur repas, pour essayer de suivre les phases de la digestion. Il va sans dire qu'il faut également examiner quelques préparations de cellules vivantes et les fixer sur lames, pour suivre les altérations provoquées par les différents fixateurs.

Ces recherches expérimentales, assez complexes, exigent beaucoup de temps, de précautions, et de soins de toutes sortes, surtout pour la conservation d'animaux vivants et en bon état. Je suis encore trop peu avancé dans cette voie

pour avoir acquis des résultats très importants; mais j'espère que ces expériences seront continuées, par moi-même ou par d'autres personnes.

En examinant les cellules du ventricule, à l'état vivant, et à divers stades de la digestion, j'ai surtout observé les faits suivants (1). Les cellules digestives des animaux, examinées immédiatement après la prise ou après un repas, étaient remplies de grandes gouttes de graisse, jaunes ou claires, et montraient aussi un grand nombre de granules petits ou même très petits, comme j'en ai déjà signalé. Ces granules étaient animés de mouvements qui m'ont paru assez peu vifs.

Il faut se rappeler que les tissus sont ici extrêmement délicats; la tunique propre, et les parois des cellules elles-mêmes, se rompent facilement, de telle sorte qu'il n'y a qu'un petit nombre de cellules digestives, restant intactes après séparation, qui puissent être examinées distinctement et avec profit. On trouve, dans toute la préparation, des gouttes de graisse et des granules de plusieurs sortes, provenant des cellules déchirées ou écrasées. Il m'a paru que les mouvements des granules étaient plus vifs après qu'ils avaient quitté la cellule, et alors qu'ils nageaient librement dans le liquide cœlomique ou dans l'eau.

J'ai trouvé de grandes modifications après un jeûne de trente ou quarante jours par exemple; à cet état, les cellules digestives présentent bien encore des gouttes de graisse, mais elles sont moins nombreuses, et sont surtout devenues plus petites, que dans les cellules provenant d'animaux abondamment nourris. Au contraire, les petites granulations sont en très grand nombre, et leurs mouvements sont très actifs, aussi bien en dedans qu'en dehors des cellules. D'après ces observations, la graisse paraît diminuer dans les cellules digestives quand l'animal ne reçoit

(1) Le matériel examiné consistait surtout en exemplaires de *Diplodontus despiciens*, *Curvipes rotundus* et *conglobatus*, *Arrhenurus caudatus* et *globator*, trouvés dans un petit étang du Jardin des Plantes de Paris.

plus de nourriture; mais l'activité des grains paraît augmenter. Leurs mouvements paraissent spontanés et rappellent complètement ceux des Microbes ou des Infusoires; ils donnent à la cellule une apparence de fourmilière. Lorsqu'un liquide fixateur, par exemple le liquide de Perenyi ou celui de Gilson, pénètre sous la lamelle, d'ordinaire, la cellule se contracte ou éclate, son contenu s'écoule, et les mouvements s'arrêtent.

J'ai aussi fixé plusieurs espèces à divers stades de la digestion, mais n'ai pu encore constituer des séries complètes pour une même espèce.

Voici les principales espèces dont j'ai examiné les cellules digestives sur des coupes : *Erythræus regalis*, *Rhyncholophus vertex*, *Rh. norvegicus*, *Trombidium fuliginosum*, *Limnesia maculata*, *Sperchon brevirostris*, *Eulaïs infundibulifera*, *E. foraminipons*, *Hydrachna globosa*, *Lebertia obscura*, *Curvipes Bruzelii*, *C. fuscatus*, *Hygrobates longipalpis*, *Hydryphantes ruber*, *Thyas dentata*, *Anystis baccarum* et *Smaris expalpis*. Le nombre des figures que je puis intercaler dans ce travail étant très limité, j'en donnerai seulement huit, dessinées d'après des coupes, se rapportant à sept différentes espèces, et susceptibles à fournir des indications qui complètent celles des auteurs précédents.

La forme des cellules digestives varie beaucoup dans ces espèces. Dans l'*Eulaïs*, l'*Hydrachna*, la *Thyas*, l'*Hydryphantes* et la *Lebertia*, les cellules sont ordinairement plates et relativement larges. Dans l'*Erythræus*, les *Rhyncholophus*, le *Trombidium*, la *Smaris* et la *Limnesia*, elles sont, au contraire, très longues et étroites, surtout quand elles sont pleines ; mais à l'état de vacuité, elles sont très réduites. D'autres formes, enfin, présentent une longueur intermédiaire.

1. — *Cellules digestives du ventricule de la Thyas dentata.*

Dans la figure 27, je représente des cellules digestives

de la région antérieure du ventricule d'une *Thyas dentata* ♀, prise le 5 mai 1901 à Gjersjö, près de Christiania, environ quinze jours après la débâcle des glaces, et fixé, trois jours après sa prise, au sublimé en solution aqueuse saturée (quatre heures), puis traité par l'alcool à 70° (vingt-quatre heures), et conservé pendant vingt mois dans l'alcool à 80°. L'exemplaire a été coupé dans la paraffine et coloré à l'hémalun de Mayer, à la fuchsine acide, et à l'orange G.

Les cellules présentent une forme basse et régulière; elles ont une longueur de 20-25 μ environ, et une largeur maxima de 15-20 μ environ. Dans d'autres régions du tube digestif, les cellules sont plus aplaties, et ont environ 15 μ de largeur sur 10 μ de longueur (ou hauteur).

Le noyau est très distinct, il occupe le plus souvent le milieu de la cellule, et son diamètre est d'environ 7-10 μ; il n'est pas tout à fait globuleux, mais un peu irrégulier, et parfois allongé ou sinueux. Le nucléole est grand, situé à peu près au centre du noyau, et présente souvent des filaments de chromatine affectant la forme d'aster; ces filaments basophiles s'étendent parfois jusqu'à la membrane nucléaire, et forment aussi un réseau avec des granulations nodales. On observe rarement, au lieu d'un nucléole, plusieurs nucléoles séparés.

Les différents aspects des noyaux dont je parle ici sont semblables à ceux qui ont été décrits par Frenzel et dessinés par lui-même [**69**] (p. 170, fig. 28), dans l'intestin (« Mitteldarm ») de la *Maja*, et [**70**] (fig. 17) dans l'intestin moyen d'une larve de *Cimbex*. Il désigne les formations dont je parle sous les noms de : « *Kernflecken* », « *Netzwerk mit dazugehörigen Knotenpunkten* », « *geldrollenartige Stränge (Würste) von Flemming* ».

Je vois dans ces formations les diverses apparitions d'un réseau réticulaire de chromatine, avec des granulations nodales, bien séparées dans quelques cellules, et, dans d'autres cellules, au contraire, ramassées surtout au centre du noyau.

Je n'ose me prononcer ici sur leur rôle dans la digestion.

Frenzel a montré qu'il y a de nombreuses divisions directes dans ces cellules, et j'ai observé moi-même de semblables phénomènes, mais mon matériel ne se prête pas à ce que j'insiste ici sur ce sujet.

La plus grande partie du cytoplasma des cellules sur cette préparation est uniforme, très finement granuleuse, avec des filaments extrêmement fins. Je n'y ai pas vu de gouttes de graisse, mais il en existe, au milieu de différentes granulations dans la cavité du ventricule.

Parmi les inclusions contenues dans les cellules, je désire attirer spécialement l'attention sur des cristaux d'excrétion ronds, relativements grands, d'environ 4 μ ; leur taille varie de 1 à 8 μ. Leur couleur et leur éclat les rendent très manifestes ; ils sont d'un jaune d'or brillant et donnent l'impression d'être des urates. Quant on les regarde à une vive lumière, on voit que toute leur surface est comme piquetée de petits points, semblables à des piqûres d'épingle, ou comme si le globule était rempli de très petits granules non réfringents. Je n'ai pas retrouvé de semblables cristaux dans l'organe excréteur. Dans d'autres préparations de la même espèce, il n'y a qu'un petit nombre de cristaux ; mais les gouttes de graisse sont nombreuses, comme d'ordinaire, dans les cellules du ventricule, qui sont abondamment nourries.

Les cellules, sur la préparation desquelles j'ai spécialement parlé ici, me paraissent présenter un état de dépérissement, ou plutôt être tout au début d'un stade d'augmentation.

L'espèce *Panisus* (*Thyas*) *petrophilus* (Mich.) étant très voisine de la *Thyas dentata*, je traduirai ici la description de Michael [154] (p. 188) :

« L'histologie du canal alimentaire ne présente pas de traits assez différents de ce qu'ont décrit les autres auteurs pour qu'il soit nécessaire de les noter. La tunique propre est particulièrement nette et bien marquée. La lumière du

ventricule est grande, ses parois sont composées de cellules plus étroitement serrées, formant une couche plus uniforme que cela ne se voit généralement dans le ventricule des Acariens; les cellules sont grosses, mais pas aussi séparées ni arrondies que dans la plupart des espèces, et le large groupe des cellules rondes, se projetant dans la lumière et se détachant graduellement pour tomber dans celle-ci, ainsi qu'il a été exactement figuré par Henking dans le *Trombidium*, est beaucoup moins abondant ici. Ces remarques s'appliquent spécialement au mâle dans lequel, autant que je l'ai vu, la quantité de matériel digestif absorbé et retenu par les cellules du ventricule est moindre que dans le cas de la femelle où les cellules sont souvent extrêmement distendues par lui. »

2. — *Cellules digestives du ventricule de l'Eulaïs foraminipons.*

J'ai pu capturer des exemplaires de l'*Eulaïs foraminipons* le 2 juillet 1901 à Kammerfoselv (Kragerö, Norvège), et les ai fixés le jour suivant par 1/5e d'acide acétique + 4/5e d'alcool à 80°. Les cellules digestives se présentaient ici à un état de digestion avancée; leur forme est semblable à celle qu'elles présentent dans la *Thyas*, mais elles sont souvent plus petites et plus allongées; leur longueur varie entre 15 et 30 μ environ, et leur largeur entre 7 et 15 μ. Je représente, outre trois cellules détachées, six de ces cellules dans la figure 28.

Leur cytoplasma est granuleux, rempli de grains de diverses sortes et ordinairement petits (zymogène?); il y en a aussi quelques-uns qui sont plus grands, et aussi des gouttes de graisse; les cristaux brillants sont ici très petits, et peu nombreux.

Les noyaux sont régulièrement placés à l'extrémité extérieure des cellules, près de la basale; ils sont plus petits que chez la *Thyas*, leur diamètre n'est que de 5-7 μ environ.

Le réseau nucléaire est semblable à celui que je viens de décrire pour la *Thyas*, mais on trouve ici plus fréquemment la chromatine, ramassée au centre du noyau, avec des filaments très minces. Des préparations colorées par le bleu d'Unna donnent des indications semblables. Une différence que j'ai observée entre les cellules en état de digestion de la *Thyas* et celles de l'*Eulaïs*, est que ces dernières se prolongent et se divisent en deux parties dont l'interne, qui est la cellule mûre, s'arrondit, se sépare, et tombe dans la lumière du ventricule. Ce processus est plus net dans l'*Erythræus* (Voy. p. 87) et le *Trombidium*.

Ces cellules détachées renferment eux aussi un noyau ordinaire, et, en outre, un grand nombre de gouttes de graisse et de grains (verts, jaunes, etc.), dont quelques-uns sont réunis dans des globules. La figure 28 (*ce. sep.*) représente aussi trois cellules ainsi séparées; les noyaux y sont visibles dans deux cellules.

Le sort de ces cellules et de leurs noyaux paraît être de périr. Je n'ai pas observé la dissolution des cellules elles-mêmes; mais j'ai trouvé, dans l'intérieur du ventricule, plusieurs parcelles de cellules et des petits grains verts, ou diversement colorés, qui ont évidemment cette origine. Des processus sembables sont décrits par Henking et Berlese pour les *Trombidium* et d'autres Acariens. Je reviendrai plus tard sur ces choses au sujet de l'*Erythræus* (p. 84-88).

Dans les cellules de la *Thyas* et de l'*Eulaïs*, je n'ai pas vu distinctement les cellules de remplacement qui sont fréquentes dans le tube digestif d'autres genres, et dont je parlerai dans un instant.

3. — *Cellules digestives du ventricule de l'Hydrachna globosa.*

Je passe, pour le moment, au tube digestif de l'*Hydrachna globosa*.

J'ai recueilli des exemplaires de cette espèce, le 19 juil-

let 1902, dans l'étang de Vavril (Marlieux), situé dans les Dombes, près de Lyon. Je les ai immédiatement fixés au sublimé ou à l'acide acétique alcoolisé, puis les ai conservés dans l'alcool à 90° pendant six mois, et enfin les ai coupés et colorés par triple coloration (hémalun de MAYER ou hématoxyline de DELAFIELD + fuchsine acide + orange G). J'en ai également fixé par l'acide osmique. D'autres exemplaires traités par l'acide picrique, par les liquides de PERENYI, de LINDSAY, ou par l'eau chaude, ne m'ont pas fourni d'aussi belles préparations.

La figure 29 représente, outre la membrane basilaire de la peau, quelques leucocytes, et deux œufs à l'état jeune : sept cellules d'un cæcum du ventricule. Parmi celles-ci, quatre sont mûres, et les trois autres sont des cellules de remplacement. Les quatre cellules mûres sont pleines de gouttes de graisse et de différentes granulations souvent accolées (*glob.*) ; elles possèdent un noyau ordinairement semblable à celui qui s'observe dans les cellules déjà décrites. On voit pourtant ici, plus fréquemment, plusieurs nucléoles, et les noyaux paraissent s'agrandir. Dans la cellule la plus centrale de la figure 29, il existe une grande partie vide. Les cellules mûres paraissent se détacher, se dissoudre et vider leur contenu dans la lumière du ventricule, où l'on trouve des quantités de gouttes et de granulations disséminées. Les cellules qui sont expulsées ou vidées dans le ventricule paraissent perdre leur individualité et disparaître.

A leur place, il s'en développe d'autres, aux dépens des cellules de remplacement, ou cellules mères. Celles-ci, dans leurs premiers stades, ont une forme triangulaire, et s'intercalent entre les cellules qui les ont engendrées et leur servent de base. Elles sont petites ; les cellules mûres ont un diamètre d'environ 40 μ, et celles de remplacement ont une longueur de 15-20 μ avec une largeur souvent égale.

Ces dernières cellules ne contiennent pas encore une aussi grande quantité de graisse que les cellules mûres,

mais elles renferment souvent des filaments fortement colorables à l'hématoxyline.

A la suite de la fixation employée dans le cas actuel, les petites granulations, dont j'ai parlé ci-dessus, au sujet des observations faites sur les cellules vivantes, sont accolées les unes aux autres, et forment des masses régulièrement globuleuses d'ordinaire, avec un contenu presque uniforme, se colorant en bleu par l'hémalun et en rouge par la fuchsine acide.

En employant comme agents fixateurs la solution aqueuse saturée de sublimé ou le Perenyi, les granulations restent suffisamment séparées pour qu'on puisse les observer. On voit ainsi les globules remplis par une multitude de granules de plusieurs dimensions, dont le diamètre est le plus souvent d'environ $0^{m},5$, et par de petites gouttes. Les globules ainsi composés, observés à l'aide d'objectifs à immersion, donnent une impression très semblable à celle que donnent les cellules vivantes. Seulement, celles-ci sont le siège de mouvements vifs, qui permettent de distinguer plusieurs sortes de granulations. De nombreux granules, disséminés dans la lumière du ventricule, montrent ordinairement un diamètre de $0^{\mu},5$ à 1 μ; d'autres sont plus grands. Il y a également, dans les cellules, un petit nombre de cristaux jaunâtres.

Mêmes sur les préparations fixées par l'acide acétique alcoolisé, j'ai pu, au moyen de colorations variées, distinguer plusieurs granules dans les globules. Dans ce but, je surcolorais fortement par l'hémalun, puis je différenciais, en traitant pendant deux à trois secondes seulement, par l'alcool à 90° additionné de 10 p. 100 d'acide chlorhydrique, puis par la fuchsine acide en solution aqueuse, et je lavais enfin à l'eau courante, puis à l'eau distillée. Je colorais finalement, assez fortement, par l'orange G, en solution aqueuse, puis je passais rapidement dans la série des alcools avant d'inclure.

De cette manière, j'ai parfois réussi à différencier cer-

tains globules et granules. Comme exemple de ceci, je reproduis, dans la figure 30 (*Hydrachna globosa* ♀), huit cellules, dont quatre de remplacement, deux autres allongées, une cellule mûre en voie de séparation, et une dernière, également petite, qui flotte dans la masse liquide contenue dans la cavité du ventricule.

Ce qu'on voit spécialement dans cette figure, ce sont les petits globules (*glob.*) renfermant de nombreux granules exigus. Sur cette préparation, quelques-uns se différencient des autres et se présentent sous forme de petits granules colorés en bleu foncé. Le nombre de ces granules colorés en bleu (probablement des pyrénosomes), dans chaque globule, n'est pas considérable ; il varie de 1 à 15. Le plus fréquemment, j'en ai observé 4, 5 ou 6. Je pense que ces granules sont différents des autres, qui sont de taille moindre et ne se colorent pas à l'hématoxyline ; mais il faudrait encore plusieurs recherches pour pouvoir juger avec certitude de leur nature.

J'ai également étudié les cellules digestives de plusieurs autres genres, parmi lesquels je citerai les suivants : *Sperchon*, *Lebertia*, *Piersigia*, *Diplodontus*, *Hydryphantes*, *Hygrobates*, *Tiphys*, *Curvipes*, *Molgus*, *Tarsotomus*, *Anystis* et *Trombidium*, qui présentent certaines modifications. Quelques-uns de ces genres sont déjà décrits (par Henking, Croneberg, Schaub, Michael, et plusieurs autres auteurs) ; d'autre part, les différences qu'ils présentent ne paraissent pas être très grandes ; enfin, plusieurs de mes préparations sont insuffisamment réussies. Pour tous ces motifs, je ne donnerai qu'une figure de *Curvipes fuscatus* (fig. 31), qui montre une partie des cellules du ventricule, et l'accolement de celui-ci aux deux autres organes : l'organe excréteur (*org. ex.*), et l'organe central (*org. ce.*). Ces cellules digestives présentent une forme transitoire avec celles de la *Limnesia maculata*, sur lesquelles je vais dire maintenant quelques mots.

4. — *Cellules digestives du ventricule de la Limnesia maculata.*

La figure 25 présente, outre le prolongement de l'œsophage (*valv. oes.*), quelques cellules digestives, situées sur les côtés de celui-ci. L'exemplaire, d'après lequel cette figure a été dessinée, a été pris le 23 mai 1901, à Husetjern, Ömark (Norvège). Il fut fixé, un jour après sa capture, par 1/10e d'acide acétique + 9/10e d'alcool à 70°, pendant une heure et demie, puis conservé pendant huit mois dans l'alcool à 80°, coupé dans la paraffine, et coloré par la thionine, la fuschsine acide, et l'orange G. C'est l'exemplaire dont une coupe est déjà figurée (Sig Thor [**244**], p. 407, fig. 5).

On voit ici que les cellules digestives sont longues (15 à 30 μ à l'état de remplacement); parfois elles sont même très longues (35 à 90 μ à l'état mûr), la largeur n'étant que de 7 à 35 μ environ. J'ai observé les cellules les plus longues dans la partie frontale du ventricule.

Les noyaux (5-19 μ) n'occupent pas une place fixe dans les cellules. Le plus souvent, on les trouve à l'extrémité externe de la cellule, près de la basale. Pendant la digestion, ils paraissent s'avancer vers la partie centrale des cellules, et encore plus vers l'intérieur et s'agrandir.

La cellule se prolonge fortement et paraît parfois tomber tout entière dans la lumière du ventricule. Souvent, au contraire, la paroi cellulaire semble s'ouvrir à la partie interne, et son contenu se vider dans le ventricule. Je ne saurais dire si ces deux processus sont naturels tous les deux et liés à l'état de digestion, ou s'ils sont, dans les préparations, artificiels et dus à des altérations provoquées par les réactifs. Le plus souvent, il me paraît que la partie interne élargie des cellules tombe dans la lumière du ventricule, comme c'est le cas dans l'*Erythræus*, l'*Hydrachna*, le *Trombidium* et

plusieurs autres genres. La lumière est souvent pleine de gouttelettes, de grains bruns et de plasma.

Sur la préparation de la *Limnesia*, dont je parle en ce moment, les noyaux sont très distincts, heureusement colorés ; j'y trouve plusieurs nucléoles, colorés en jaune verdâtre par l'orange. Ceux-ci absorbent aussi la fuchsine acide, ce qui est encore un signe de l'état actif auquel se trouvent les noyaux. Ces plasmosomes paraissent provenir d'une fragmentation de la substance nucléolaire, phénomène qui se produit dès que la digestion est en pleine activité. Peut-être est-ce là un processus qui s'effectue aussi avant la division (*holoschisis*).

Des phénomènes analogues sont également visibles sur des préparations de *Curvipes*, dont une petite partie est reproduite par la figure 31.

5. — *Cellules digestives du ventricule de l'Erythræus regalis et du Rhyncholophus vertex.*

J'ai examiné le tube digestif de plusieurs exemplaires de l'*Erythræus* et du *Rhyncholophus*, fixés par l'alcool à 65°, puis conservés pendant deux ans et demi dans l'alcool à 80°, et colorés par l'hématoxyline de Delafield + fuchsine acide + orange G. Mes coupes sont épaisses, mais elles montrent bien, cependant, la disposition des cellules digestives, et même quelques stades de leur développement. J'ai essayé différents autres fixateurs (liquides de Perenyi, de Lindsay, de Roule, acide picrique) ; mais les préparations ainsi obtenues ne sont pas supérieures aux précédentes, simplement fixées par l'alcool.

Les figures 9 et 10 (Pl. III) représentent l'apparence générale de la partie antérieure du ventricule sur deux coupes ; on y voit surtout le contenu de celui-ci, tandis que la figure 6 (Pl. II) donne l'aspect général des cellules dans quelques stades différents. Pour les détails d'histologie plus fine, je renvoie aux figures 32 et 40 (*Erythræus*), et à la figure 14 (*Rhyncholophus vertex*). Dans la figure 32, nous

voyons, sur la basale, quatre cellules de remplacement ($c_1 - c_4$), parmi lesquelles la cellule c_2 est la plus jeune, et c_3 la plus âgée. Les trois cellules longues (c_5, c_6, c_7) sont développées à tel point qu'elles sont très voisines de la maturité. Entre les cellules c_2, c_5 et c_6, nous voyons une partie d'une huitième cellule, intercalée entre les autres et partiellement cachée par elles.

J'ai pu observer des cellules de tailles très différentes, et j'ai même probablement vu presque tous les stades d'une digestion active, surtout dans plusieurs exemplaires fixés immédiatement après leur capturation. Mais, cependant, il n'est pas facile d'indiquer toutes les variations qui se passent dans les cellules et leurs noyaux, nos connaissances étant encore très limitées quant à l'interprétation des phénomènes de la digestion chez ces animaux; il est, en outre, difficile de trouver de très bons fixateurs et de très bons colorants, et surtout de savoir quelles variations sont dues aux réactifs. Enfin, je n'ai pas réussi à garder longtemps vivants ces animaux délicats, et surtout à les faire manger. Si l'on réussissait à ceci, on pourrait certainement trouver une foule de choses intéressantes dans les grandes cellules digestives de ces espèces.

Ces réserves étant faites, je vais donner quelques indications relatives aux cellules de l'*Erythræus regalis* et à leurs variations.

Le noyau est irrégulier, très grand; son diamètre varie entre 8 et 20 μ, le plus souvent il est égal à 12 μ. On distingue régulièrement une zone externe claire de caryoplasma, et un ou plusieurs nucléoles. Le nucléole est également grand (4-15 μ), mais il varie quant à sa forme en se prolongeant, se rétrécissant, ou même en se divisant. Plusieurs nucléoles se fragmentent et donnent naissance à des caryosomes et à des plasmosomes, qui, probablement, jouent un rôle important dans l'élaboration des ferments digestifs. Les différentes formes de granulations, ainsi que le réseau nucléaire, m'ont paru le plus nettement visibles

sur une préparation fixée par le liquide de Gilson pendant dix heures, lavée dans l'alcool iodé pendant dix autres heures, puis conservée dans l'alcool à 90° pendant huit jours, et enfin colorée à l'hémalun et à la fuchsine acide.

Le cytoplasma des cellules digestives n'est, ainsi, pas bien fixé ; mais les étranglements des noyaux et leur contenu sont mieux conservés.

Sur une autre préparation, fixée par l'eau bouillante, tout le protoplasma paraît uniforme. Enfin, sur une troisième préparation, fixée par le liquide de Perenyi, et colorée à l'hématoxyline safranine, le noyau est bien visible, mais le nucléole est contracté et réduit à l'état d'un petit grain. Des colorations par le bleu de Unna se montrent instructives, surtout pour le cytoplasma.

Cette courte digression étant close, j'en reviens à la description des cellules d'après les préparations fixées à l'alcool.

Le noyau augmente parfois considérablement, et prend souvent une forme complexe avec des angles rentrants et des excroissances. Je crois avoir vu parfois le noyau divisé en deux par division directe (*holoschisis*), mais je n'ai pu acquérir à ce point de vue une certitude absolue.

La cellule tout entière s'accroît considérablement, surtout en longueur, et s'allonge jusque dans la cavité du ventricule. Le cytoplasma paraît avoir d'abord une structure réticulaire, mais qui, plus tard, devient granuleuse, surtout lorsqu'elle est examinée à l'aide d'un objectif à immersion. Les granulations et globules se composent d'une multitude de différents globes, gouttes et grains dont je distinguerai quatre sortes :

1° Gouttes de graisse (fig. 32, *gou.*) ;

2° Grains de ferments et de nature inconnue (fig. 32, *gr.*);

3° Globules de sécrétion ;

4° Grains d'excrétion ou cristaux.

La cellule se remplit successivement, et prend finalement l'aspect représenté par la figure 32, c_5, c_6, c_7. Pendant ce

temps, un grand nombre de grains et de globules subissent une transformation; ils prennent une coloration foncée : brun noirâtre ou presque noire, et se dissolvent en tout petits granules qui, plus tard, se réunissent parfois et s'agglomèrent alors en grandes masses.

La partie interne de la cellule s'élargit et s'arrondit, puis la cellule tout entière se détache et tombe dans la cavité du ventricule, où elle perd enfin sa membrane, en vidant son contenu de gouttes, de grains bruns ou noirs et de cristaux. Dans la figure 40, je représente deux cellules transformant leur contenu en grains bruns accolés, et qui se détachent des autres. Presque jusqu'au dernier moment, les grands noyaux et les nucléoles restent visibles. C'est donc ainsi une véritable cellule, et non pas seulement une partie de son contenu, qui se détache et tombe à l'intérieur du ventricule.

J'ai souvent essayé de contrôler ces phénomènes; mais je suis encore indécis sur le point de savoir si les cellules mûres qui se détachent se sont divisées transversalement, et sont ainsi des cellules-filles de celles qui restent attachées à la basale ; ou si ce sont originellement de vraies cellules de remplacement, qui se diviseraient longitudinalement, se développeraient à leur tour, mûriraient et tomberaient, pour être ensuite remplacées par d'autres.

En dernière instance, il s'agissait donc de savoir si les cellules se divisent à l'état jeune, comme des jeunes cellules de remplacement, pour que l'une d'elles se développe et tombe ; ou si ces cellules se divisent transversalement, à un état plus avancé, la partie interne se développant pour atteindre la maturité.

J'ai observé des faits qui peuvent plaider à la fois en faveur de l'une et de l'autre de ces explications, et je n'ose me prononcer entre elles. Peut-être ces deux formes de multiplication trouvent-elles place ici, toutes les deux.

Dans les cellules digestives mûres du *Rhyncholophus vertex*,

j'ai trouvé des gouttes graisseuses, des globules, et des granules abondamment développés. D'autres cellules de remplacement, très petites, se trouvent sur la basale.

Quelques cellules mûres (j'en ai représenté deux dans la figure 14) paraissent ne pas tomber en totalité dans la lumière du ventricule, mais s'ouvrir, par rupture de leur paroi, et vider ainsi leur contenu à l'intérieur. Je ne crois pas que ce mode d'évacuation soit la règle, parce que j'ai également observé un mode de développement analogue à celui de l'*Erythræus regalis*.

Dans ce cas-là, les cellules du *Rhyncholophus* ne sont jamais aussi longues que chez l'*Erythræus*, mais plus courtes et arrondies. Le contenu des cellules est très semblable dans ces deux genres. Sur la figure 14, les noyaux ne sont pas visibles ; ils sont cachés par les granules et les gouttes.

Dans un autre exemplaire du *Rhyncholophus*, toute la lumière du ventricule se trouvait remplie d'une sorte de plasma, qui, à un examen plus approfondi, se montrait composé d'une multitude de petites granulations uniformes. C'est là, peut-être, la nourriture déglutie immédiatement avant la fixation, et pas encore absorbée. Je trouve dans cette masse quelques cellules digestives mûres, rondes et isolées.

Dans le *Rhyncholophus norvegicus*, le développement des cellules digestives paraît se produire d'une manière analogue à celle du *Rhyncholophus vertex*, mais ces cellules sont plus courtes chez celui-là.

6. — *Cellules digestives du ventricule de la Smaris expalpis.*

Les cellules digestives de la *Smaris* manifestent une grande ressemblance avec celles du *Rhyncholophus* et de l'*Erythræus*, mais je n'ai pas eu assez de matériel pour pouvoir les étudier en détail.

Je n'ai rencontré cette espèce ni en France, ni en Suisse ; ce ne sont donc que de vieux exemplaires, provenant de

Norvège, et principalement fixés par l'alcool, que j'ai pu étudier ; et encore n'ai-je eu qu'une vingtaine de ces préparations.

Il y a de grandes différences dans la longueur des cellules digestives chez différents exemplaires de la *Smaris*. Dans quelques exemplaires, j'ai vu des cellules ne mesurant qu'environ 20 μ de longueur sur 25-30 μ de largeur. Ce sont des cellules au repos. Mais, dans d'autres préparations, on peut trouver des cellules d'environ 30-90 μ de longueur sur 15-40 μ de largeur.

Je représente, dans la figure 33, deux cellules presque à l'état mûr, et une autre, toute petite, fixée à la basale. Ce qui frappe le plus, à première vue, c'est que le noyau est petit et placé près des parois cellulaires ; il est surtout rapproché de la basale. Je n'ai jamais rencontré un noyau émigré jusqu'à l'extrémité interne de la cellule, ni même jusqu'en son milieu. Mes préparations ne m'ont pas donné d'indications suffisantes sur le nucléole ou les caryosomes.

Le cytoplasma est, lui aussi, d'une structure assez particulière. Dans la partie externe, ou basale, comme dans toute la cellule jeune en général, on observe une structure réticulaire qui s'efface dans les parties internes, ou distales, des cellules mûres. Celles-ci sont remplies de grains, de cristaux, de gouttes, et de globules, mais surtout de ces derniers, qui sont extrêmement grands et ont parfois un diamètre égal à la largeur de la cellule. Ils se colorent à la thionine et à l'hémalun, mais aussi à la fuchsine acide, et se montrent remplis d'une multitude de petits vésicules et granules. Peut-être cette agglomération des granules en globules est-elle due, tout au moins dans une certaine mesure, à l'emploi des réactifs ; mais je n'ai pu vérifier ce qu'il en est sur des exemplaires vivants, n'en ayant pas eu à ma disposition dans ces derniers temps.

Les autres grains et gouttes ont beaucoup de ressemblance avec leurs équivalents des cellules du *Rhyncholophus vertex* (fig. 14), mais ils ne sont pas aussi nombreux ; la plus grande

partie de la cellule est d'ailleurs occupée par les grands globules. Je ne vois, dans ces cellules, qu'un très petit nombre de cristaux.

Autant que j'ai pu le constater, les cellules digestives de la *Smaris* ne tombent pas en entier dans la lumière du ventricule, comme cela se passe chez l'*Erythræus* par exemple. La paroi intérieure de la cellule paraît se rompre, et le contenu de celle-ci s'échappe dans la cavité ventriculaire. Peut-être le noyau reste-t-il immobile à l'extrémité opposée, près de la basale, et la cellule peut-elle se reconstituer à nouveau. C'est là l'impression que j'ai reçue en regardant un grand nombre de ces cellules.

Si nous voulons récapituler l'énumération des divers éléments trouvés dans les cellules du tube digestif, lesquels restent très semblables entre eux chez tous les Acariens, nous pouvons les grouper (abstraction faite des parois, du noyau, et du plasma non granulé) de la manière suivante :

1° Gouttes graisseuses;

2° Grains de ferments;

3° Grands globules contenant une multitude de vésicules et de grains de plusieurs sortes;

4° Granulations de nature inconnue ;

5° Cristaux d'excrétion.

On ne trouve pas, d'ordinaire, dans le tube digestif des Acariens prostigmatiques, les Grégarines parasites, si fréquentes dans le tube digestif de plusieurs Phalangidés et Insectes, et retrouvées aussi par Michael chez quelques Oribatidés.

Je pense que cette immunité apparente des Acariens prostigmatiques est due à leur mode de vie. Ils n'absorbent ordinairement que des sucs d'animaux vivants, et mélangent à ces sucs les liquides qu'ils sécrètent eux-mêmes par leurs glandes salivaires, lesquels possèdent peut-être des propriétés venimeuses.

Le pharynx et l'œsophage sont, d'autre part, très minces,

et peuvent s'opposer au passage de parasites d'une certaine taille. En général, il est très rare de trouver des parasites chez les animaux dont nous parlons.

Une fois, cependant, dans une *Limnesia maculata*, j'ai trouvé des Infusoires Flagellés ; j'ignore à quelle espèce ils appartenaient. Ces Infusoires existaient en grand nombre dans la cavité et les cellules du tube digestif, et aussi dans divers tissus voisins de la partie antérieure du corps. Les tissus attaqués sont plus épais que d'ordinaire et paraissent modifiés par l'influence de ces Infusoires.

CHAPITRE V

GLANDES, ORGANES EXCRÉTEURS ET ORGANES A FONCTION INCONNUE

On trouve, dans les Acariens prostigmatiques, un très grand nombre de glandes et d'organes semblables, probablement beaucoup plus nombreux que chez les autres Acariens. Elles présentent diverses formes, sont liées aux différents organes, et remplissent, par conséquent, des fonctions variées. Pour en faciliter l'étude, je les répartis dans les groupes suivants :

1° Glandes cutanées ;
2° Glandes salivaires ;
3° Glandes excrétrices et organes à fonction inconnue ;
4° Glandes génitales.

Je traiterai de ce dernier groupe de glandes en parlant des organes génitaux (p. 153).

A. — Glandes cutanées.

Les glandes cutanées se trouvent surtout chez les Acariens d'eau douce ; elles sont ordinairement réparties en quatre séries dorsales, et, souvent aussi, en quatre séries ventrales ; mais elles sont moins nombreuses de ce dernier côté. Le

nombre des glandes cutanées présentées par chaque individu est quelque peu différent suivant les genres, et peut varier de 10 à 20, rarement plus de 100 (d'après les indications de Pollock [200], p. 32).

Ces glandes cutanées paraissent remplir des fonctions se rattachant au mode de vie aquatique des animaux. Peut-être servent-elles à lubrifier la peau, et à la rendre molle et glissante ; peut-être sécrètent-elles des liquides répulsifs, propres à éloigner certains autres animaux qui pourraient vouloir faire leur proie de ces Acariens. J'ai montré [226] (p. 32), que les Poissons peuvent manger des Acariens, contrairement à l'assertion de Haller [82] (p. 24); en tout cas il existe dans les eaux douces un grand nombre d'animaux, qui pourraient également vouloir se nourrir de ceux-ci.

En écrasant un Acarien d'eau douce, et spécialement l'un des suivants : *Limnesia*, *Lebertia*, *Eulaïs*, *Tiphys*, *Curvipes*, *Thyas* (et plusieurs autres), on perçoit une odeur désagréable, qui, d'après certains auteurs (Haller), peut dériver de ces glandes. Je ne suis pas sûr que cette odeur ne provienne des autres organes, par exemple du tube digestif ou des grandes glandes internes ; il est très difficile de s'en rendre un compte exact par suite de la fragilité des membranes de ces différents organes, fragilité qui empêche de les isoler d'une manière intacte à l'état vivant.

Certaines glandes transformées, qui se trouvent dans l'*Arrhenurus*, servent, d'après K. Thon [273] (p. 122-124), comme glandes accessoires favorisant la fixation des individus pendant l'accouplement. C'est là une explication très plausible, mais seulement pour cette forme spéciale de glandes. Certaines autres hypothèses, mises en avant au sujet du rôle des glandes cutanées en général, ne reposent que sur des présomptions insuffisamment motivées. Telles sont les hypothèses d'après lesquelles ces glandes serviraient au rejet de l'acide carbonique, ou à la sécrétion d'un liquide attirant les sexes l'un vers l'autre.

Il faut donc admettre que le rôle de la plupart des glandes cutanées est encore énigmatique.

Leur structure a été décrite dans plusieurs espèces, par exemple chez les *Limnochares* et *Eulaïs* par HALLER [82], chez l'*Hydryphantes* par SCHAUB [216], chez le *Panisus* par MICHAEL [154], chez l'*Hydrachna* par POLLOCK [200], chez les *Arrhenurus* par NORDENSKIÖLD [181] et K. THON [273], et chez un Acarien terrestre : le *Molgus* (*Bdella*), par MICHAEL [156] (p. 519 et fig. 16).

Leurs caractères anatomiques et histologiques sont semblables dans plusieurs genres; mais il existe aussi des différences, sur lesquelles je veux attirer l'attention. Il est bien connu que les grandes glandes cutanées débouchent chacune par un large orifice, entouré extérieurement d'un anneau chitineux dur et ordinairement accompagné d'un poil. La plus grande partie de la glande même est située en dedans de la peau; elle est acineuse, composée de plusieurs cellules de formes variées; l'ensemble débouche finalement dans un orifice unique par l'intermédiaire d'un court canal.

Dans leurs descriptions de la structure histologique, les divers auteurs sont en désaccord, spécialement sur le point de savoir si les glandes possèdent ou non une enveloppe réticulaire chitineuse. J'ai trouvé ces deux cas réalisés, et je trouve préférable de commencer par traiter des glandes « molles », que l'on rencontre par exemple chez l'*Hydrachna*.

M. POLLOCK [200] (p. 32) décrit ainsi la structure de « the skin glands » de l'*Hydrachna inermis* :

« ... Chaque glande cutanée est formée d'environ vingt cellules, plus ou moins allongées, dont la plus grande mesure 25 μ sur 50. Le noyau (diamètre : 8μ,5) est grand, compact, et se colore fortement, tandis que le plasma environnant ne se colore presque pas du tout. Un nucléole (diamètre : 3μ,4) est aussi nettement visible ... »

« Du côté interne du pore, la chitine s'étend dans la cavité du corps, par deux courtes bandelettes divergentes dont la

fonction est probablement d'ouvrir et de fermer le conduit. Schaub et Haller décrivent des glandes cutanées comme entourées d'une charpente (« frame-work ») de chitine. Dans l'*Hydrachna inermis* ni dans aucune autre des espèces que j'ai examinées, je n'ai retrouvé une charpente (« frame-work ») semblable. »

La dernière phrase de M. Pollock m'étonne beaucoup ; il a examiné la *Limnesia*, or j'ai trouvé dans celle-ci des glandes fortement chitinisées, comme je l'exposerai plus tard. La figure de l'*Hydrachna*, que donne M. Pollock (fig. 24) est très schématique ; aussi lui ajouterai-je quelques indications supplémentaires. J'ai trouvé les cellules plus allongées, et s'amincissant vers l'orifice, en forme de minces membranes. Sur les coupes, celles-ci se présentent comme des fils. Leurs noyaux sont très grands, encore plus grands que ne l'indique Pollock ; c'est ce que l'on voit surtout dans une grande cellule centrale (fig. 15, *ce. centr.*) dont le cytoplasma est presque entièrement disparu, et remplacé par des produits de sécrétion ou des vacuoles.

Je ne constate pas la présence d'un nucléole compact, comme l'indique Pollock, mais de plusieurs nucléoles, quand la glande est en action ; il en est de même dans la plupart des autres cellules de la glande, où il existe aussi quelques vacuoles, au sein d'un cytoplasma granuleux rempli de corps chromophiles ; ceux-ci se colorent fortement par l'hémalun de Mayer, le bleu de Unna, etc.

Quelques noyaux sont très irréguliers ; ils sont allongés, étranglés, et je crois en avoir vu divisés en deux par holoschisis (amitose), mais je n'ai pas une certitude absolue sur ce fait.

La glande est pourvue d'une mince enveloppe dans l'*Hydrachna globosa* et dans l'*H. inermis*, d'après Pollock. Michael [154] indique une semblable tunique chez le *Panisus (Thyas) petrophilus* (Mich.), et il décrit la structure des « dermal glands » de cette espèce, de la manière suivante (p. 179 et Pl. IX, fig. 23, 24, 25, 26) :

« L'arrangement général, la grandeur et la position comparatives, du côté dorsal de ces glandes, bien connues chez les *Hydrachnidæ*, sont très semblables à ce qui est décrit par SCHAUB et HALLER [**82**]... »

« Les glandes elles-mêmes diffèrent considérablement de celles qui sont décrites par SCHAUB, en ce qu'elles sont entièrement privées de revêtement chitineux externe, et du réseau chitineux (« network ») formé de sortes de nervures de consolidation, que cet auteur a trouvé ; elles sont simplement enveloppées d'une tunique membraneuse molle, et formées de grandes cellules délicates, très isolées (« loose ») dans lesquelles on peut rarement trouver un noyau ; ces cellules se colorent mal, et la plupart se trouvent généralement détruites, soit pendant la vie de l'animal, soit pendant sa préparation... »

« Dans un petit nombre de cas, j'ai trouvé, près de l'émergence du conduit, un petit sac membraneux, extrêmement délicat; en dedans de la glande, ce sac est d'une structure presque globulaire et formé par un réseau (« network ») ouvert et irrégulier, qui se colore fortement (fig. 26). »

Il est bon de comparer cette description des glandes cutanées du *Panisus* avec une partie de celle que donne SCHAUB des glandes de l'*Hydryphantes* [**216**, *a*] (p. 13-14) :

« La tunique propre de ces glandes est extrêmement délicate et est consolidée par un réseau (« netzförmiges Gerüst ») de minces nervures chitineuses, de telle sorte que la glande présente l'aspect d'un petit sac élégamment réticulé (Taf. III, fig. 2). Les cellules sécrétantes sont séparées en deux groupes hémisphériques qui se regardent, par leurs faces planes. Ces cellules sont régulièrement détruites par la préparation, de manière qu'on ne peut que très rarement réussir à en trouver quelques restes, même sur des coupes convenablement durcies; c'est pourquoi HALLER était entraîné à proclamer que les glandes étaient unicellulaires. Mais, justement, les rapports de voisinage de ces cellules

sécrétrices unicellulaires sont marquées par les nervures du réseau chitineux. »

Je ne puis être d'accord avec Pollok et Michael quand ils révoquent en doute la description des glandes cutanées, faite par Schaub au sujet de l'*Hydryphantes*.

Dans l'*Hydryphantes ruber*, j'ai vu des glandes cutanées construites à peu près comme Schaub les décrit chez l'*Hydryphantes dispar*; et j'ai même retrouvé une structure semblable dans la *Thyas dentata*, espèce cependant plus voisine du *Panisus* (*Thyas*) *petrophilus* que des *Hydryphantes dispar* et *ruber*. Ceci n'empêche pas que la description de Michael soit exacte pour le *Panisus*. Pourtant, il existe à la fin de cette description un passage, accompagné de la figure 26, qui me paraît rappeler le réseau chitineux dont parle Schaub.

Dans ces espèces, il est très difficile de bien voir, sur des coupes, les cellules des glandes cutanées : presque toutes sont détruites au cours des manipulations. Il en va tout autrement chez l'*Hydrachna*; c'est probablement pourquoi Pollock contredit la description de Schaub.

Il y a des différences considérables dans la structure des glandes des diverses espèces, quant à la forme des cellules, à la composition du noyau, et au développement des formations chitineuses. Parmi les genres qui possèdent des « glandes molles », c'est-à-dire dépourvues d'enveloppes chitineuses, je connais surtout, outre l'*Hydrachna*, les genres suivants : *Sperchon*, *Lebertia*, *Hygrobates*, *Tiphys*, *Curvipes*, *Atax*, *Neumania* et *Arrhenurus*. Pour des glandes de ce dernier genre, nous possédons une description de Nordenskiöld, et une autre, succincte mais précise, de K. Thon [**273**] (p. 122 et 126, fig. 6).

Nordenskiöld [**181**] s'exprime ainsi (p. 38) sur les grandes glandes transformées de l'*Arrhenurus emarginator* :

« Deux formations glandulaires particulières, d'une nature énigmatique, et qui sont inconnues jusqu'à présent, autant que je puis le savoir, ne font jamais défaut dans les mâles de l'*Arrhenurus*; elles débouchent au-dessus

du pétiole ou, si celui-ci fait défaut, au-dessus de l'ouverture anale. Elles sont plus grandes et autrement composées que les glandes cutanées ordinaires... formées d'une quantité de très minces éléments, un peu gonflées dans leur partie postérieure exclusivement, et dont je ne puis observer la structure histologique. »

K. Thon [273] s'exprime à peu près en ces termes sur les trois sortes de glandes de l'*Arrhenurus globator* mâle :

« Les cellules d'une glande cutanée ordinaire se multiplient et prennent une forme de cône »... « Cette forme se trouve dans la première paire de glandes, située dans la partie caudale, près du tronc. Dans la suite, les cellules se multiplient, se superposent, et la glande se prolonge ainsi considérablement »... « Dans ces deux paires de glandes (près de l'anus) les cellules sont grandes, avec un cytoplasma granuleux, elles ont de gros granules clairs, avec un petit nucléole, qui se colorent nettement avec le picro-carmin et le paracarmin. Autour du noyau, nous observons régulièrement un espace clair.

Les glandes génitales accessoires définitives se forment alors par différenciation de la dernière forme des glandes. Les cellules se divisent de manière à former une grande quantité de tubuli longs et étroits, le plus souvent ramifiés, qui débouchent dans un canal commun d'excrétion, en forme d'entonnoir.

Dans les formes du premier type, les tubuli sont encore assez larges, mais, dans les formes qui possèdent un pétiolus, ils se décomposent extraordinairement, sont très étroits, longs, sinueux, et situés tout près les uns des autres. Leur canal efférent, débouchant dans le canal commun, est très petit. Dans ces glandes extraordinairement différenciées, nous ne pouvons déterminer aucune granulation. Elles sont enveloppées d'une tunique propre résistante. Elles se colorent intensément au paracarmin et au picro-carmin. »

Ma figure 3 reproduit trois types de glandes cutanées de

l'*Arrhenurus pustulator* mâle; ce sont les « glandes de Nordenskiöld », qui occupent le bord postérieur du corps. Mes préparations relatives à cette espèce sont particulièrement bien réussies; je les ai obtenues par fixation à l'acide acétique alcoolisé, pendant trois heures, conservation dans l'alcool à 80° pendant cinq à sept mois, et coloration à la thionine et à l'orange G.

Grâce à cette heureuse réussite, je puis ajouter aux précédentes descriptions quelques observations originales sur la structure cytologique des glandes transformées de l'*Arrhenurus pustulator*.

Les glandes du deuxième type sont situées latéralement, chez l'*Arrhenurus pustulator*, et plus larges que K. Thon ne l'a indiqué chez l'*Arrhenurus emarginator* (fig. 6, 2).

Chaque glande comprend ordinairement deux parties élargies, réunies par un seul canal excréteur. Leurs cellules sont allongées et légèrement incurvées. Les noyaux de celles-ci sont très grands et placés près de la périphérie de la glande; mais, dans les cellules en plein acte de sécrétion, on trouve le noyau plus à l'intérieur de la cellule, et parfois même en son milieu. Dans ce cas, une grande partie de la cellule est remplie par un produit de sécrétion liquide; il en est ainsi, non seulement pour la région comprise entre le noyau et le canal efférent, mais souvent aussi — fait important — pour la partie basale comprise entre le noyau et la périphérie. De cette manière, j'ai trouvé le noyau entre les deux portions de produit sécrété.

Les noyaux sont assez vastes, avec un grand nucléole, ou parfois plusieurs, qui se colorent par la thionine, tandis que la partie enveloppante consiste en une zone claire de caryoplasma, avec quelques granulations. Cette zone est ici comprise dans le noyau, au lieu de lui être extérieure comme l'a vu K. Thon chez l'*Arrhenurus globator*.

Je ne puis, dans ces cellules, trouver de granules distincts, mais un cytoplasma uniforme et une sécrétion liquide, qui se colore à la fuchsine acide ou à l'orange.

Le troisième type présente des glandes composées d'une multitude de longues cellules tubulaires. K. Thon s'exprime ainsi à leur sujet :

« An diesen überaus differenzirten Drüsen können wir durchaus keine Körner feststellen. »

Je suis parvenu à trouver des noyaux distincts dans ces cellules très minces (fig. 34). Ces noyaux possèdent un nucléole, parfois même deux ou trois, et ils ont un diamètre presque égal à la largeur de la cellule. Ils sont situés près de la périphérie de la glande, à l'extrémité basale ; mais, dans plusieurs cellules (probablement celles qui sont en pleine sécrétion), on les trouve assez loin dans l'intérieur.

Les cellules sont remplies, dans toute leur partie interne, d'une sécrétion liquide se colorant ainsi qu'il a été indiqué pour les glandes du second type. Elles se prolongent tubuliformes jusqu'à la lumière du canal ; les tubes ainsi formés sont chitinisés, mais je ne crois pas que cette chitinisation soit très forte.

Les glandes cutanées ordinaires de l'*Arrhenurus* possèdent des cellules plus grandes, mais construites de la même manière que celles de l'*Hydrachna*, et dépourvues de charpente de chitine. La même chose s'observe dans les genres *Sperchon*, *Lebertia*, *Curvipes*, *Tiphys*, *Neumania*, *Hygrobates*.

Dans les cinq premiers de ces genres, les cellules des glandes sont très petites et très déliées ; on aperçoit le mieux leur partie basale, contenant le noyau.

Il est très difficile d'observer leur structure chez les *Hygrobates*. Je possède des préparations fixées par différents agents ; dans celles qui ont été obtenues avec le liquide de Perenyi, on peut voir la sécrétion liquide, granuleuse ou vésiculeuse, avec quelques restes de parois cellulaires. D'après celles-ci, les cellules paraissent grandes, mais je ne puis rien préciser à ce point de vue, car les parois me paraissent être partiellement détruites.

La même sorte de glandes cutanées molles s'observe éga-

lement dans plusieurs autres genres : *Atax*, *Hydrochoreutes*, *Acercus*, etc., mais je ne puis me prononcer minutieusement à leur égard.

Il me reste enfin à présenter un type de glandes cutanées inconnu jusqu'ici, se rattachant d'une part aux types de glandes plus ou moins chitinisées de la *Thyas* et de l'*Hydryphantes*, et, d'autre part, aux types à cellules longues, tubulaires, comme les glandes de Nordenskiöld chez l'*Arrhenurus*. Il s'agit des glandes cutanées des *Limnesia* (fig. 35). Dans ce genre, toutes les glandes cutanées sont composées de longues cellules tubulaires, minces, et fortement chitinisées. Sur les coupes, on ne voit presque toujours que de minces tubes de chitine, sans aucun contenu, ou avec un peu de liquide sécrété.

Dans quelques-unes de ces glandes, on voit dans toute la partie interne, tout à fait à la périphérie, une substance qui se colore par l'hémalun, la thionine, etc. Sur des coupes de jeunes individus, j'ai observé de petits noyaux, situés à l'extrémité interne comme dans les glandes transformées de l'*Arrhenurus*. L'aspect de ces glandes est si caractéristique qu'il permet de reconnaître immédiatement, sur des coupes, le genre *Limnesia* (fig. 35). Les tubes chitineux se colorent surtout par l'orange G, mais aussi par la fuchsine acide et la safranine.

Je n'ai jamais rencontré de glandes analogues dans d'autres genres, sauf les glandes transformées de l'*Arrhenurus*.

Une structure tout à fait dissemblable s'observe dans les glandes dites « glandes de *Limnesia* », que j'ai découvertes et décrites [**244**] (p. 407, fig. 5), ainsi que dans les « glandes globuleuses » des *Lebertiidæ* (*Ibid.*, p. 401-406). Elles se rapprochent des glandes cutanées par leurs orifices ressemblant aux pores de celles-ci, mais leur structure est différente, ainsi, probablement, que leurs fonctions. Je préfère les ranger parmi les glandes à fonctions inconnues.

B. — Glandes salivaires.

Le nom de glandes salivaires (« Speicheldrüsen » et « Giftdrüsen » de HENKING, « Munddrüsen » de SCHAUB) est ordinairement employé pour tout un grand groupe de glandes paires, plus ou moins arrondies, situées dans la partie antérieure du corps, et aussi pour une longue paire de glandes tubulaires (« Schlauchförmige Munddrüsen » de SCHAUB). Elles débouchent toutes d'un côté dans un canal commun, conduisant à la bouche.

Suivant en cela l'exemple de MICHAEL [156] (p. 492), je conserve le nom de glandes salivaires, bien que je ne sache si leur seule fonction est celle qu'exprime ce qualificatif. Les glandes tubulaires ont très probablement un autre rôle : celui d'organes excréteurs et venimeux.

Les glandes salivaires présentent un développement très variable dans les différents ordres (ou sous-classes) d'*Acarina*. Chez les *Metastigmata* notamment, le nombre de ces organes est très restreint, et leur disposition est tout à fait différente de celle qui s'observe chez les *Prostigmata*.

Dans les *Oribatidæ*, par exemple, il n'y a pas de glandes salivaires proprement dites. MICHAEL [152] (p. 152-154) ne décrit chez eux que deux petites « glandes préventriculaires » qui débouchent dans la première partie du ventricule. Dans les *Gamasidæ*, il existe, d'après WINKLER [288] (p. 25) et MICHAEL [153] (fig. 71), une petite glande qui fonctionne peut-être comme glande salivaire.

MICHAEL [155] ne fait pas mention de glandes salivaires chez les *Uropodidæ*, qui en sont probablement dépourvus.

Dans les *Ixodidæ*, la question qui nous occupe est encore mal connue ; mais, en tout cas, il n'existe que peu de grandes glandes salivaires arrondies ; d'après PAGENSTECHER [187], une seule grande paire, en forme de grappe.

En somme, la disposition, le nombre et la structure de ces organes chez les *Prostigmata* (où j'ai trouvé jusqu'à sept

« glandes salivaires » différentes) sont si éloignés de ce que l'on observe chez les *Metastigmata* que je crois voir ici une indication importante, montrant nettement que ces deux ordres (ou sous-classes) ne dérivent pas l'un de l'autre, mais sont nés d'ancêtres différents, déjà bien distincts.

Quant aux Acariens inférieurs (*Sarcoptina*, *Vermiformia*) je trouve possible, eu égard à leurs glandes salivaires, qu'ils peuvent dériver partiellement des *Prostigmata*, et qu'ils sont dégradés par le parasitisme. Dans leur état actuel, les glandes salivaires sont peu développées, et assez différentes de celles des *Prostigmata,* bien que présentant certaines ressemblances avec elles. C'est ainsi que Haller [**87**] a trouvé deux paires de glandes salivaires dans les *Sarcoptidæ*, et Michael [**157**] (p. 79) en a trouvé le même nombre chez les *Tyroglyphidæ*, où elles sont très semblables à celles des *Prostigmata.*

Nalepa [**172**] (p. 136) décrit deux paires de glandes salivaires chez les *Eriophyidæ.*

Du reste, il y a de trop grandes lacunes dans nos connaissances anatomiques, pour que nous puissions approfondir ces comparaisons.

Il est facile d'apercevoir, au moins partiellement, les glandes salivaires des *Prostigmata*, même par un simple examen extérieur ; mais il paraît très difficile d'arriver à connaître leur nombre, leur position, et leur structure, du moins autant que l'on peut en juger d'après les travaux précédents.

Croneberg [**48**] n'en a vu que trois paires, ainsi que Girod [**77**], Henking [**89**], Schaub [**216**, *a*] et Nordenskiöld [**181**]. Michael en a vu quatre paires, et en outre une glande impaire, chez le *Panisus* [**154**] et chez le *Molgus* [**156**]. Pollock [**200**] en a trouvé cinq paires, et en outre une glande impaire. Ce dernier nombre se rapproche de celui que j'ai trouvé au maximum. Il faut se rappeler qu'il existe des différences entre les divers genres ; c'est ainsi que, dans les petites espèces, le nombre de ces glandes est souvent réduit.

D'après NORDENSKIÖLD [182], il n'y en a que deux paires dans la *Rhagidia* (*Norneria*) ; mais j'ai quelques doutes sur l'exactitude de cette indication.

J'ai essayé d'identifier les glandes dans plusieurs des différentes espèces, qui m'ont servi de sujets d'étude ; cette identification est souvent très difficile, non seulement parce que le développement des glandes est très variable, mais aussi parce que la forme du corps, ainsi que le développement et la disposition des autres organes sont très différents dans les diverses espèces. Il s'ensuit que des glandes correspondantes sont souvent situées dans différentes régions du corps.

J'ai choisi, comme principaux types d'étude pour les glandes, les *Rhyncholophus vertex* et *norvegicus*, et l'*Erythræus regalis*, dont j'ai approfondi la disposition, et chez lesquels j'ai trouvé avec certitude six paires de glandes salivaires et une glande impaire.

On ne voit ordinairement, sur chaque coupe, que quelques-unes de ces glandes ; j'ai été cependant assez heureux pour retrouver, au moins en partie, sur une même coupe de *Rhyncholophus vertex*, les cinq paires de glandes arrondies ; les longues glandes tubulaires (décrites plus loin sous le n° 1), et une longue glande mince, impaire (n° 7), sont les seuls à ne pas s'y trouver (fig. 36).

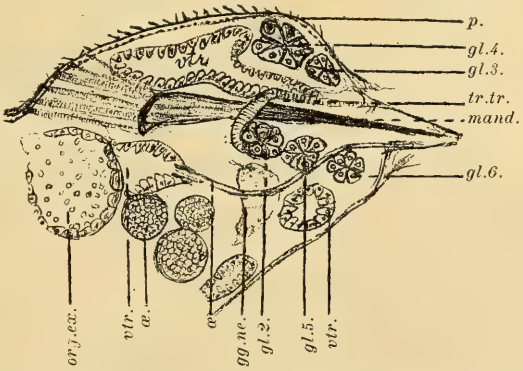


Fig. 36. — *Rhyncholophus vertex* ♀. Coupe sagittale de la partie antérieure du corps. Schéma de la disposition des cinq paires de glandes salivaires arrondies.

Les cinq autres paires sont ainsi réparties : deux paires du côté dorsal, au-dessus des mandibules, et trois paires au-dessous de celles-ci, et du côté ventral. Les deux paires dorsales (nos 3 et 4) se trouvent près de la crête, entre celle-ci

et les yeux. Les trois dernières paires (nos 2, 5 et 6) sont placées l'une après l'autre ; l'antérieure (n° 6) est sous l'œsophage, près du rostre ; la médiane (n° 5), au-dessus de l'œsophage et en avant du ganglion nerveux central ; enfin, la paire postérieure (n° 2) est près de l'extrémité postérieure des mandibules ; quand celles-ci sont rétractées (fig. 36), cette dernière paire se trouve sur les côtés des grands troncs trachéens. Ces glandes (n° 2) sont grandes, et situées immédiatement à droite et à gauche des mandibules ; elles ne sont représentées que par une petite partie sur la coupe (fig. 36).

Fig. 37 *a*. — *Erythræus regalis*. Coupe transversale. Schéma de la disposition des glandes salivares (nos 1,3,4,5).

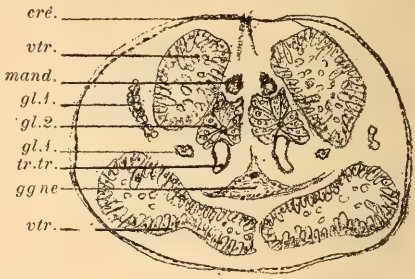


Fig. 37 *b*. — *Erythræus regalis*. Coupe transversale. Schéma de la disposition des glandes salivaires (nos 1 et 2).

Les figures 37 *a* et 37 *b* représentent le schéma de cinq glandes salivaires sur des coupes transversales dans l'*Erythræus regalis*. Je regrette de ne pouvoir donner ici plusieurs séries de coupes sagittales, frontales, et transversales, de diverses espèces, coupes qui pourraient montrer clairement la position qu'occupent les glandes dans ces espèces ; l'espace qu'occuperaient de telles séries de figures excéderait l'étendue de ce travail, je me limiterai donc à quelques remarques comparatives pour les espèces traitées dans ce chapitre.

La disposition des glandes dans l'*Erythræus regalis* rappelle beaucoup ce qui s'observe chez les *Rhyncholophus* ; les glandes n° 2 y sont d'ordinaire plus grandes, situées plus en arrière, et sont antérieurement creusées d'une excavation dans laquelle sont souvent logées les parties postérieures élargies des mandibules quand elles sont

rétractées (fig. 37, *b*, *gl. 2*). J'ai retrouvé une excavation semblable antérieurement dans la glande correspondante de l'*Hydrachna globosa*.

Le *Trombidium holosericeum* présente, outre les longues glandes tubulaires, cinq paires de glandes salivaires, dont trois au-dessus du ganglion, et deux ventrales, situées sous l'œsophage (fig. 48).

En tentant une homologation des glandes salivaires dans les différents genres, je me suis efforcé de conserver les dénominations déjà employées, ce qui est difficile et quelquefois même impossible, les auteurs ayant donné différents noms aux mêmes glandes, et la position de celles-ci variant dans les différents genres.

Il est peu commode de désigner les glandes d'après leur forme et leur position, mais il faut le faire, car il est difficile de trouver des expressions adéquates. J'essaierai de désigner autant que possible les glandes correspondantes par un même numéro, et je me conformerai pour cela à l'ordre indiqué par Michael [**156**] (p. 493).

Je propose les dénominations suivantes pour les glandes salivaires.

N° 1 : les glandes *tubulaires* (*glandulæ tubulares*) = « tubular salivary glands » (Michael) = schlauchförmige Drüsen » (Schaub).

N° 2 : les glandes *réniformes* (*glandulæ reniformes*) = « reniform glands » (Michael) = (?) « grosse nierenförmige dorsalen Munddrüsen » (Schaub) = « large ellipsoidal glands » (Pollock). Cette paire se retrouve également dans les *Tyroglyphidæ* (Gudden) (1) (Michael) [**157**], dans les *Eriophyidæ* = *Phytoptidæ* (Nalepa) [**172**], et dans les *Sarcoptidæ* (Haller) [**87**].

N° 3 : les petites glandes *dorsales antérieures* (*glandulæ dorsales anteriores*) = « anterior salivary glands » (Michael, *Bdella*) = « quadrate salivary glands » (Michael, *Panisus*)

(1) *Beitrag zur Lehre von der Scabies* (Würzburger med. Zeitschrift, 1861).

= « small spherical glands » (Pollock) = (?) « grosse nierenförmige dorsalen Munddrüsen » (Schaub).

N° 4 : les glandes *dorsales postérieures* (*glandulæ dorsales posteriores*) = « pericibal salivary glands » (Michael) = « preventicular glands » (Karpelles) = « small spherical glands » (Pollock).

N° 5 : les glandes *œsophagiennes postérieures* (*glandulæ œsophageales posteriores*) = « kleine vorne am Nervencentrum liegenden Munddrüsen » (Schaub) = « small irregular glands » (Pollock).

N° 6 : les glandes *œsophagiennes antérieures* (*glandulæ œsophageales posteriores*) paraissent ne pas avoir été décrites jusqu'ici.

N° 7 : une glande *trachéenne impaire* (*glandula trachealis impar*) = « azygous salivary gland » (Michael) = « the impaired gland » (Pollock).

Ce nombre de glandes (7) n'est pas constant dans tous les genres ; il est surtout réduit chez les petites espèces.

N° 1. — Les glandes tubulaires sont extrêmement longues, et dépassent le plus souvent la longueur du corps de l'individu.

Dans un *Erythræus regalis*, dont le corps a une longueur d'environ $2^{mm},6$, une glande tubulaire mesure environ $3^{mm},5$. Dans un autre individu, de $2^{mm},3$ de longueur, la glande mesure environ 3 millimètres.

Dans un *Rhyncholophus vertex* de 2 millimètres, la glande tubulaire présente une longueur d'environ $2^{mm},7$.

Dans un *Trombidium fuliginosum*, d'environ $3^{mm},2$, la glande tubulaire mesure $2^{mm},6$.

Dans une *Lebertia brevipora*, d'environ $1^{mm},2$, la glande tubulaire mesure $1^{mm},2$.

Enfin, dans une *Hydrachna globosa*, d'environ $3^{mm},5$, cette glande mesure environ $2^{mm},8$.

Les mensurations de cette glande sont toujours approximatives; celle-ci étant toujours très contournée, il faut

mesurer ses diverses parties, puis en faire la somme. Le résultat ne saurait être qu'approché.

Dans l'*Erythræus regalis*, la disposition des glandes tubulaires est la suivante (fig. 38) : elles commencent du côté dorsal, entre le ventricule (3me diverticule) et la peau d'une part, et, d'autre part, entre la ligne médiane occupée par l'organe excréteur, et le bord latéral du corps; elles courent d'abord en avant, sur une longueur d'environ 0mm,4.

Entre le premier et le second diverticules, elles décrivent une courbure, forment un angle droit en bas et un peu vers l'intérieur, et suivent cette direction sur une longueur d'environ 0mm,4; après quoi, elles décrivent une autre courbure, à angle presque droit, puis se dirigent en arrière, sur une longueur de 1mm,1 environ, jusqu'aux diverticules postérieurs du ventricule. Elles décrivent alors une double courbure d'environ 0mm,15, puis prennent une course tout à fait opposée, parallèle à la précédente et voisine de celle-ci, sur une longueur de 1mm,3, pour déboucher finalement dans un long canal d'excrétion; celui-ci est d'abord recourbé vers le haut, et reçoit plus tard le débouché des autres glandes salivaires du même côté.

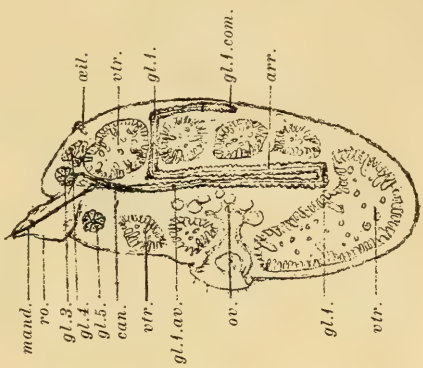


Fig. 38. — *Erythræus regalis.* Coupe sagittale. Schéma de la disposition de la glande tubulaire (nº 1).

Les canaux d'excrétion débouchent dans le rostre, entre les troncs trachéens et la bouche, du côté inférieur des mandibules.

Le schéma de la figure 38 donnera, probablement mieux que de longues descriptions, une idée de ce parcours compliqué. Il faut remarquer que la totalité de ce parcours ne se retrouve jamais sur une seule coupe; elle intéresse des plans trop différents.

La position ou le parcours des glandes ne sont pas les mêmes dans les autres genres, même pas dans le genre *Rhyncholophus*, qui est très voisin du précédent.

Dans le genre *Hydrachna*, par exemple, celles-ci sont en grande partie situées près des côtés du corps. Dans les *Lebertia* et un grand nombre d'Acariens d'eau douce, dont le corps est presque globuleux, elles commencent près du rostre, sous les glandes numéros 2 et 4 et près du grand ganglion nerveux, puis se dirigent en arrière, remontent bientôt vers les diverticules ventriculaires, décrivent plusieurs ondulations, puis descendent et retournent près de leur commencement, pour déboucher enfin dans le canal commun.

Dans plusieurs espèces, le canal s'élargit en une sorte de vésicule servant de réservoir.

Pour les détails, il sera bon de se reporter aussi à la description du *Panisus*, donnée par Michael [**154**] (p. 188-189).

Pollock et Henking n'ont pu suivre les courbures de ces glandes tubulaires, et V. Vleet nie leur existence chez le *Limnochares*.

Pollock [**200**] (p. 30) dit, entre autres choses, à propos des glandes salivaires :

« Dans l'*Hydrachna inermis*, je trouve cinq paires distinctes de glandes salivaires, à côté d'une glande impaire. Les cinq paires sont réparties en trois groupes : l'un médian, formé de deux paires, est situé directement au-dessus du cerveau, à la base des pièces buccales; de chaque côté de ce groupe médian est situé un groupe de trois glandes. Le groupe médian est composé d'une paire de grosses glandes ellipsoïdales ($0^{mm},494 \times 0^{mm},608$ de diamètre) et une paire de petites glandes irrégulières ($0^{mm},129 \times 0^{mm},175$ de diamètre), placées directement en avant de la première. Une grande et une petite glande de ce groupe sont situées de chaque côté de la ligne médiane. Les groupes latéraux sont composés chacun de trois glandes : deux petites, sphériques, dont la plus grande a $0^{mm},228$, et la plus petite $0^{mm},155$ de

diamètre, et une longue glande tubulaire irrégulière. Cette dernière varie de $0^{mm},14$ à $0^{mm},19$ en diamètre, et a $1^{mm},21$ de longueur. Chaque glande n'a qu'un seul canal, et les canaux des glandes d'un même côté de la ligne médiane se réunissent dans un canal commun. Les deux canaux principaux s'ouvrent dans la bouche, à côté l'un de l'autre, justement en avant de la chambre à air »....

« La glande impaire est un long tube irrégulier de 2 à 3 millimètres de longueur, et d'un diamètre variant de 34 à 83 μ (1). Par son extrémité antérieure, elle est placée directement au-dessus du pharynx, et par son extrémité postérieure recourbée en plusieurs replis, en avant et au-dessous du groupe de glandes médian. »

Schaub [**216**, *a*] (p. 26-27) dit que les glandes tubulaires (« Die schlauchförmigen Drüsen ») sont liées à la peau chitineuse, près du cône buccal, par une bande chitineuse transparente de $0^{mm},012$ de diamètre sur $0^{mm},012$ de longueur. « Elles s'étendent assez directement en arrière, sous le ventricule, jusqu'au milieu de la cavité du corps, où elles se contournent encore, après avoir déjà décrit plusieurs courbures, pour marcher en avant vers la cavité buccale »...

« La tunique propre paraît homogène et elle est intérieurement revêtue par des cellules arrondies; dans le contenu finement granuleux de quelques-unes, on peut observer un noyau semblable à un point. Quelques globules de graisse se montrent, au commencement de la glande, dans l'axe longitudinal, comme une sorte de cordon de perles se touchant l'une l'autre et devenant de plus en plus petites. »

La structure histologique que j'ai trouvée n'est pas tout à fait semblable à celle qu'a décrite Schaub. Pollock s'est également trompé, et a confondu ces glandes avec la glande impaire (n° 7), qui est aussi tubulaire. Il considère les glandes tubulaires comme étant les plus courtes et n'ayant

(1) « Elle est tellement sinueuse et courbée que je ne puis déterminer sa longueur exacte. »

que $1^{mm},21$ de longueur, tandis que la glande impaire serait plus longue et atteindrait 2 à 3 millimètres.

C'est le contraire dans l'*Hydrachna globosa*, et probablement aussi dans l'*H. inermis*.

Michael [156] (p. 493) décrit très exactement cette glande dans le *Molgus* (*Bdella*), et trouve que son diamètre varie de $0^{mm},03$ à $0^{mm},06$ environ, tandis que celui de sa lumière oscille entre $0^{mm},015$ et $0^{mm},02$. Les parois épaisses, charnues, sont composées de cellules d'une taille médiocre, avec de petits noyaux distincts. Il trouve enfin que la glande possède un cæcum court, dans sa première partie. Dans le *Molgus* (*Bdella*), la glande est très simple, dépourvue des ondulations trouvées chez le *Panisus* et plusieurs autres formes, et de la vésicule terminale, du réservoir, observé dans le *Panisus*.

En cherchant bien, j'ai retrouvé les glandes tubulaires dans toutes les espèces que j'ai pu examiner ; elles se retrouvent aussi, sous d'autres noms, chez les *Metastigmata* (*Uropodidæ*, *Gamasidæ*), les Pseudoscorpionidés et les Insectes. Leur structure est semblable, avec plus ou moins de modifications, à celle des tubes de Malpighi.

Ces glandes sont composées, comme les tubes de Malpighi, de grandes cellules polygonales, confluant ordinairement en un tube unique, charnu, percé suivant son axe d'une lumière étroite (*Trombidium*, *Ottonia*, *Molgus*, *Bdella*, *Tarsotomus*, *Rhyncholophus*, *Hygrobates*, *Hydrachna*) (fig. 39).

Parfois, au contraire, les cellules sont bien séparées (*Erythræus regalis*) (fig. 40), et engendrent même des prolongements digitiformes et creux (*Piersigia*, *Thyas*, *Panisus*, *Sperchon*, *Lebertia*) (fig. 41).

Les noyaux de ces cellules sont grands, souvent allongés et irréguliers, parfois même étranglés ; ils se divisent probablement par holoschisis.

Il existe souvent plusieurs nucléoles (2, 3, 4, 5) ; ceux-ci peuvent même devenir très nombreux ; mais il arrive aussi qu'on en trouve un seul, vaste, au milieu du noyau. Les dif-

férences observées à cet égard proviennent probablement de la diversité des stades fonctionnels ou de division des cellules.

Considérons d'abord une partie d'une glande tubulaire sur une coupe d'*Hydrachna globosa* fixée par 1/10e d'acide acétique + 9/10e d'alcool à 70°, et colorée par l'hématoxyline de Delafield et l'éosine (fig. 39).

Les cellules y sont si étroitement unies qu'on peut rarement les délimiter. Les grands noyaux et leurs nucléoles sont construits comme il a été dit ci-dessus. Le caryoplasma est, d'ordinaire, très finement granuleux ; le cytoplasma est uniforme, finement réticulé, et composé d'une multitude de très petites granulations, dont les pareilles, se retrouvant dans la lumière du canal, y représentent la sécrétion. Le bord interne des cellules, qui forme la paroi de la lumière du canal, est pourvu d'une bordure en brosse (« Härchensaum »), comme cela a été trouvé dans les tubes de Malpighi des Insectes. Cette particularité des glandes tubulaires n'avait pas encore été observée dans les Acariens.

La structure des glandes de l'*Erythræus regalis* m'a paru très différente sur une coupe fixée par l'alcool à 60°, puis colorée à l'hématoxyline (D.), à la fuchsine acide, et à l'orange G (fig. 40). Les grandes cellules sont ici arrondies, et séparées l'une de l'autre par des sortes de fissures. Leur cytoplasma se présente sous l'aspect uniforme, avec des granulations et de grands noyaux irréguliers, renfermant un grand nucléole souvent étranglé.

Le produit de sécrétion paraît se ramasser dans de petits canaux ondulés intracellulaires. Sur les coupes, ces canaux collecteurs sont souvent coupés transversalement, et se présentent sous forme de points ronds, ou de globes, qui, vus avec de faibles grossissements, pourraient tromper l'observateur et passer pour des parcelles de noyaux.

Ces canaux, ou plutôt la sécrétion élaborée qui s'y trouve contenue, se colore surtout par l'orange G, et cela d'une autre manière que les autres parties des cellules. Les petits

canaux débouchent dans la lumière ou grand canal, qui est tubiforme et relativement volumineux, son diamètre variant de 10 à 20 ou même 30 μ lorsque celui de la glande est de 80 μ environ.

Le grand canal collecteur terminal est très long, très mince, et pourvu d'anneaux chitineux. Sur mes préparations, il ne montrait jamais les gouttes de graisse (« Fettkugeln ») signalées et dessinées par Schaub [**216**, *a*] (p 27 et Taf. III, fig. 3, F.) chez l'*Hydryphantes dispar*, ni le cæcum observé par Michael [**156**] dans le genre *Molgus* (Pl. XLI, fig. 8).

Je n'ai pas vu, dans l'*Erythræus*, le ligament chitineux observé par Schaub et Michael; mais, dans les *Trombidium*, j'ai constaté l'existence, non pas d'un simple ligament, mais d'un tube chitineux, creux, fixé à la paroi dorsale du rostre, et qui me paraît communiquer ici avec l'extérieur. Je n'ai pu obtenir une certitude absolue sur ce point.

Nous trouvons, dans les *Lebertia*, une différenciation encore plus grande des cellules sécrétantes (fig. 41). Les cellules se développent ici en formant chacune une sorte de petit sac latéral (ou diverticule), muni d'un noyau. Les parois de ces sacs latéraux se colorent très bien à l'orange. On peut distinguer dans les glandes tubulaires des *Lebertia* trois ou quatre parties différant par leur structure; ce sont : 1° les parties pourvues de sacs latéraux (fig. 41, *can. int.*); 2° une partie dépourvue de ces tubes (fig. 41, *p. int.*) et dont la structure est semblable à celle des glandes du *Trombidium*, de l'*Hydrachna*, et d'autres, et 3° une région terminale (fig. 41, *p. term.*), munie de parois très épaisses et de petits noyaux voisins de la lumière, qui est très étroite. Cette partie terminale débouche, comme d'ordinaire, dans le canal collecteur, qui reçoit plus tard aussi les canaux d'excrétion des autres glandes salivaires.

Une structure semblable à celle-ci, mais moins accentuée et évoluée, se retrouve dans les genres *Sperchon*, *Panisus*, *Thyas*, et aussi, avec une autre variante, dans la *Piersigia*.

La structure des glandes tubulaires de l'*Eulaïs* se

rapproche davantage de la structure ordinaire des tubes de Malpighi. Sur des préparations d'*Eulaïs foraminifrons*, j'ai observé des particularités dans la réunion de la glande même et du canal efférent ; il forme un passage étroit, entouré de nombreuses cellules, longues et minces, pourvues de petits noyaux, structure qui évoque quelque peu l'idée du néphrostome dans les néphridies, abstraction faite des cils vibratiles. Après ce passage très étroit, le canal s'élargit et fonctionne comme réservoir pour le produit d'excrétion.

Il se forme dans les différents genres et les différentes espèces de grandes modifications de position, de grandeur et de structure, de ces glandes sur lesquelles je ne puis m'appesantir davantage. Je me permettrai seulement d'exposer brièvement mon opinion personnelle sur ces glandes tubulaires.

Je les considère comme des tubes de Malpighi, modifiés quant à leur forme et à leur structure.

Elles existent et fonctionnent comme les tubes de Malpighi dans d'autres Acariens, tels que les *Uropodidæ* [**155**] et les *Gamasidæ*. Winckler [**288**] (p. 26) et Michael [**153**] (p. 35, fig. 67) les ont décrites et dessinées, et ont montré qu'elles débouchent, au nombre de deux, dans une vésicule du proctodeum. Ici, on a facilement reconnu leur origine et montré qu'elles fonctionnent comme organes excréteurs. La preuve est plus difficile chez les *Prostigmata*, où les tubes ne sont pas liés au proctodeum, mais débouchent dans un canal qui amène leur sécrétion jusqu'à la bouche. Cette sécrétion ne consiste pas ici, non plus, en cristaux d'urates.

Nous voyons enfin, chez les *Prostigmata*, un autre organe excréteur, situé du côté dorsal, et qui est regardé par Michael [**156**], probablement avec raison, comme s'étant développé aux dépens des tubes de Malpighi, et comme étant certainement un organe excréteur. Nous savons qu'il existe plusieurs paires de tubes de Malpighi chez les Insectes, et plusieurs néphridies chez les Vers ; on peut donc, en

conséquence, retrouver chez les Acariens plusieurs organes transformés rappelant ceux-ci.

L'explication que je propose au sujet de l'évolution de ces formations dans les *Prostigmata* est la suivante :

Le tube digestif des *Prostigmata*, ou plutôt de leurs ancêtres, qui ne se nourrissaient que de sucs liquides, n'ayant pas besoin d'anus, celui-ci s'est oblitéré. Dès ce moment, les néphridies ou les tubes de Malpighi n'ont pu déverser leur sécrétion dans le tube digestif; ils s'en sont donc détachés. Deux ou plusieurs tubes (tubes dorsaux) ont conservé l'ancien orifice anal, et continué à remplir leur rôle d'organes excréteurs usuels. Une ou plutôt deux autres paires de tubes, situées sous le ventricule, se sont réunies, et alliées au canal efférent des glandes salivaires arrondies de la bouche. En même temps, leur fonction s'est modifiée. Au lieu de servir d'organes excréteurs ordinaires pour les urates, etc., ils sécrètent des liquides qui peuvent servir comme auxiliaires de la digestion, ou, selon mon opinion, remplir le rôle de venins.

Je crois que deux tubes se sont peut-être réunis de chaque côté; cette idée m'est venue en considérant les tubes de l'*Erythræus regalis*, à l'endroit où la courbure postérieure (décrite ci-dessus, p. 107 et fig. 38) arrive près du ventricule, et est formée par les deux branches du tube, dont l'une court en arrière et l'autre en avant. L'un de ces tubes vient du dos, l'autre est antérieurement combiné avec les canaux des glandes salivaires ; ils peuvent correspondre à deux paires des tubes de Malpighi qui se voient chez les Insectes, se réunissant à cet endroit au tube digestif.

Il n'est pas inutile d'ajouter que c'est là une simple hypothèse.

La ressemblance des glandes tubulaires et des tubes de Malpighi est si frappante, que plusieurs histologistes, à qui j'ai montré mes coupes, et demandé ce qu'était cet organe, y ont immédiatement vu des tubes de Malpighi. Sturany [260] les a dessinées en coupe transversale, chez un *Trombi-*

dium (fig. 21), sous le nom de « Coxaldrüsen », qui n'est pas exact.

Pour les cinq paires de glandes suivantes, je puis être un peu plus bref. Elles se ressemblent beaucoup entre elles dans un grand nombre d'espèces, mais elles présentent aussi certaines différences, surtout quant à leur position, à leur grandeur, et aux dimensions de leurs cellules. Pour donner une idée des tailles diverses qu'elles peuvent atteindre, le plus pratique est de citer quelques exemples.

1. Dans un *Erythræus regalis*, dont le corps a une longueur d'environ $3^{mm},2$:

Une glande	réniforme (n° 2)	mesure environ	$0^{mm},24$ à $0^{mm},3$	de diamètre.
—	dorsale antérieure (n° 3)	—	$0^{mm},12$ à $0^{mm},16$	—
—	dorsale postérieure (n° 4)	—	$0^{mm},16$ à $0^{mm},20$	—
—	œsophag. postér. (n° 5)	—	$0^{mm},12$	de diamètre
—	— antér. (n° 6)	—	$0^{mm},12$	—

2. Dans un *Rhyncholophus vertex*, dont le corps a environ 2 millimètres de longueur :

Une glande	n° 2	mesure environ	$0^{mm},20$	de diamètre.
—	n° 3	—	$0^{mm},14$	—
—	n° 4	—	$0^{mm},20$	—
—	n° 5	—	$0^{mm},16$	—
—	n° 6	—	$0^{mm},15$	—

3. Dans une *Lebertia brevipora*, dont le corps a environ $1^{mm},2$ de longueur :

Une glande	n° 2	mesure environ	$0^{mm},13$ à $0^{mm},20$	de diamètre.
—	n° 3	—	$0^{mm},10$	de diamètre.
—	n° 4	—	$0^{mm},28$	—
—	n° 5	—	$0^{mm},10$	—

(Je n'ai pas trouvé la sixième paire de glandes dans cette espèce).

4. Dans un *Sperchon brevirostris*, dont le corps a environ $1^{mm},70$ de longueur :

Une glande	n° 2	mesure environ	$0^{mm},28$	de diamètre.
—	n° 3	—	$0^{mm},12$	—
—	n° 4	—	$0^{mm},38$	—
—	n° 5	—	$0^{mm},09$	—

(La sixième paire ne se retrouve pas ici non plus.)

5. Dans un *Hygrobates longipalpis*, dont le corps a environ $1^{mm},3$ de longueur :

Une glande	n° 2	mesure environ	$0^{mm},22$	de diamètre.
—	n° 3	—	$0^{mm},08$	—
—	n° 4	—	$0^{mm},25$	—
—	n° 5	—	$0^{mm},06$	—

D'autres différences se voient en outre sur les coupes, parce que les différents fixateurs augmentent encore les divergences; on pourrait même, ainsi, voir plusieurs structures dans une même glande. Je représente (fig. 42) les glandes n°s 2 et 4 d'un *Hygrobates* fixé par le liquide de Perenyi; leur structure paraît toute différente de celles que présentent d'autres figures, faites d'après des pièces différemment fixées.

La grandeur des glandes est variable non seulement d'après les espèces, mais encore dans une même espèce. Ceci peut dépendre de l'état de nutrition, de fonctionnement, de l'âge, ou de diverses circonstances inconnues.

N° 2. — La deuxième paire de glandes (glandes réniformes) existe probablement chez tous les Acariens prostigmatiques, bien qu'il soit souvent difficile de lui assigner des caractères distinctifs absolus. Comme je l'ai déjà dit, on a retrouvé des glandes semblables chez les *Sarcoptidæ*, les *Tyroglyphidæ*, et peut-être aussi chez les *Eriophyidæ*.

Dans ces *Prostigmata* qui possèdent des mandibules styliformes, spécialement les *Rhyncholophidæ* et les *Hydrachnidæ* (*s. str.*), il est facile de les retrouver, parce qu'elles sont situées très en arrière sous les mandibules, ou immédiatement sous l'extrémité postérieure de celles-ci, qui parfois est placée dans une échancrure des glandes. Mais dans les autres formes, dont les mandibules sont situées plus en avant, il y a parfois des difficultés à les retrouver. On ne peut croire, non plus, que ces glandes soient toujours les plus grandes. Je les reconnais surtout d'après leur position, comme les glandes postérieures; elles sont situées au-dessus du grand ganglion nerveux, et s'étendent latéralement.

Je les ai figurées chez l'*Hygrobates longipalpis* (fig. 42), l'*Hydrachna globosa* (fig. 44), le *Sperchon brevirostris* (fig. 43), le *Rhyncholophus vertex* (fig. 36), l'*Erythræus regalis* (fig. 6), et le *Curvipes Bruzelii* (fig. 47).

Leur forme extérieure est variable, mais ordinairement

réniforme, marquée d'une échancrure par où sort le canal d'excrétion. Chez la *Smaris expalpis*, elles mériteraient plutôt le nom de « cordiformes » ; elles sont ici très allongées et extrêmement grandes.

Leur structure a été étudiée par divers auteurs qui décrivent leurs cellules comme étant cordiformes ou coniques, leurs sommets convergeant vers un centre, où la sécrétion se réunit dans un canal chitineux. Michael [156] (p. 494) décrit ainsi les cellules de la glande du *Molgus* :

« Cette glande ne se colore que légèrement à l'hématoxyline ou au carmin; elle est composée de cellules extrêmement grosses, presque gigantesques, rayonnant à partir d'un centre; les longueurs extrêmes de ces cellules varient entre $0^{mm},2$ et $0^{mm},15$ environ, et leurs largeurs extrêmes sont environ moitié de ces dimensions, elles possèdent des grands noyaux clairs, elliptiques, d'environ $0^{mm},03$, assez régulièrement disposés, avec des nucléoles très distincts, d'environ $0^{mm},015$... »

Pour les espèces que j'ai examinées le plus attentivement, je puis ajouter que cette glande se colore très bien à l'hématoxyline, à la thionine et au bleu de Unna, tout au moins dans ses parties basales ou périphériques, tandis que sa partie interne, quand elle est remplie de sécrétion, se colore mieux à l'orange G.

Dans les préparations d'*Hygrobates longipalpis* (Hermann) fixées par le liquide de Perenyi, puis colorées par l'hématoxyline (D.) et la fuchsine acide, les cellules des glandes (n°s 2 et 4, fig. 42) se montrent sous un aspect granuleux, avec un réseau de grandes mailles remplies par un cytoplasma liquide, parsemé de granulations. Les cellules peuvent atteindre 120 μ de longueur sur une largeur de 70 μ. Les noyaux ne sont pas visibles, mais les parois cellulaires sont distinctes. Chaque glande porte une petite échancrure, d'où sort un canal à parois pourvues de spirales chitineuses; les deux canaux sont ici remplis du liquide sécrété, et se réunissent rapidement en un canal unique,

qui se joint à son tour aux canaux des autres glandes.

La structure histologique de ces glandes s'étudie le mieux sur des préparations fixées par l'alcool à 80°, ou par l'acide acétique alcoolisé et colorées à la thionine ou à l'hémalun (M.) + fuchsine acide + orange G. Telles sont mes préparations de *Sperchon brevirostris* (fig. 43), *Hydrachna globosa* (fig. 44), *Erythræus regalis* (fig. 45), *Curvipes Bruzelii* (fig. 47), *Trombidium holosericeum*, *Lebertia brevipora* et *obscura*, et *Limnesia maculata* (fig. 23).

Cette structure se voit particulièrement bien dans les préparations de *Sperchon* (fig. 43). Les cellules peuvent atteindre jusqu'à 240 μ de longueur, sur environ 80 μ de largeur. Leur cytoplasma est granuleux et présente souvent aussi, un aspect réticulé, les granulations étant situées dans les mailles du réseau. La partie basilaire présente également des fibrilles (« Secretfibrillen ») qui sont peut-être d'origine nucléaire (ergastoplasma), et se colorent comme la chromatine nucléaire.

Le noyau est très grand; chez un *Sperchon brevirostris*, par exemple, il peut atteindre 30 μ de diamètre; sa taille s'accroît surtout au moment de la sécrétion. A ce moment, on voit de nombreux nucléoles vrais, ronds, acidophiles, répartis dans la totalité du noyau, et se colorant surtout à la fuchsine acide et à l'orange. La même chose s'observe chez d'autres espèces, par exemple dans la *Limnesia maculata*.

Lorsque la sécrétion est vive, les noyaux paraissent parfois se dissoudre et libérer des caryosomes; on trouve dans la région du cytoplasma voisine du noyau des granulations ou filaments qui se colorent en bleu par l'hématéine; je ne les ai pas retrouvées, en cette région, pendant la période de repos ou de régénération des cellules.

On voit, dans les cellules arrivées à un stade avancé de la sécrétion, de grandes quantités de matières granuleuses (*Sperchon*, *Curvipes*, *Trombidium*, *Lebertia*, *Hygrobates*, *Erythræus*, *Smaris*). Les granulations, après avoir été expulsées de l'intérieur de la cellule, se ramassent dans la

partie qui est près du canal d'excrétion ; les parois cellulaires sont dans le *Sperchon* et dans l'*Hygrobates* ordinairement, en majeure partie, conservées.

Dans la *Smaris*, au contraire, il se forme au milieu de la glande, une lumière souvent assez vaste, dans laquelle les parois cellulaires disparaissent (fig. 49). Cette partie centrale est remplie d'un produit de sécrétion qui se colore surtout par l'orange. Dans cette même espèce, les noyaux sont régulièrement plus petits, et situés le plus souvent près de la périphérie de la glande. Les cellules n'ont pas toujours ici cette apparence conique qui est la règle dans les autres espèces examinées; elles sont fréquemment prismatiques, et, sur les coupes, paraissent polygonales ou rectangulaires.

Cette structure aberrante ne se forme pas seulement dans la glande n° 2; mais on trouve en général, dans la *Smaris*, que toutes les glandes salivaires ordinaires (n°s 2, 3, 4, 5, 6) sont plus grandes, composées de cellules irrégulières et, pendant la sécrétion, munies d'une vaste lumière, pour l'écoulement de la sécrétion; elles présentent souvent deux parties, comme si la glande était composée de deux éléments d'abord distincts, puis fusionnés et desservis par un même canal. La sécrétion paraît être très abondante.

Les canaux qui entrent dans la partie postérieure du rostre sont très longs et sinueux, ce qui est principalement dû à la position qu'occupe celui-ci dans le corps (fig. 12); extensible et invaginable, ce rostre peut exécuter des mouvements étendus. Les glandes étant fixées à cette place, leurs canaux seraient infailliblement déchirés s'ils étaient courts; mais, protégés par leur longueur, leurs spirales chitineuses et leurs sinuosités, ils peuvent suivre tous les mouvements du rostre.

La plupart des glandes de la *Smaris* sont situées dans la partie médiane et antérieure du corps, latéralement par rapport au rostre; leurs canaux courent d'abord en arrière, jusqu'à l'extrémité postérieure du rostre, puis ils suivent, dans celui-ci, une direction opposée vers la bouche. Plusieurs

canaux restent longtemps parallèles avant de se réunir.

Dans les autres espèces examinées, les canaux d'excrétion courent d'abord en avant, puis se réunissent, et le canal commun débouche dans le rostre au-dessous des mandibules, avant d'avoir atteint la bouche.

La structure des glandes suivantes (nos 3-6) est en général très semblable à celle du n° 2 ; je m'épargnerai donc une répétition de détails déjà connus. Les différences consistent spécialement dans la taille qui varie considérablement, pour une même glande dans une même espèce.

N° 3. — La troisième paire de glandes (glandes *dorsales antérieures*) est ordinairement plus petite que la paire n° 2 et que la paire n° 4 (Voy. le tableau, p. 115), mais ceci n'est pas vrai pour toutes les espèces.

Ces glandes sont situées dorsalement, près du rostre, en avant et au-dessous de la quatrième paire (fig. 36 et 37, *a*) ; dans les espèces dont le corps est presque globuleux (par exemple : *Sperchon*, *Lebertia*, *Limnesia*, *Hygrobates*, *Tiphys*, *Curvipes*), elles sont parfois situées au-dessous et en avant des glandes de la seconde paire, quand celles-ci sont très grandes (fig. 43). Leur forme est presque globulaire, mais parfois allongée ou polygonale (*Erythræus*) (fig. 45). Dans le *Sperchon* (fig. 43), une cellule de cette glande peut atteindre 80 μ de longueur sur 30 μ de largeur, mais le plus souvent les dimensions sont plus réduites.

Les cellules sont ordinairement petites, coniques, avec de grands noyaux ; leur partie périphérique est réticulée et pourvue de filaments basophiles, et leur partie centrale, remplie de granulations, se colore facilement à l'orange. Elles sont moins granuleuses que les glandes nos 2 et 4, mais sont plus solides.

J'ai vu également, ici, pendant l'activité de la sécrétion, le noyau s'agrandir et s'avancer vers le milieu de la cellule ; le nucléole et la chromatine se divisent en plusieurs parties parfois continues, parfois séparées. Les nucléoles et les caryosomes, en général, présentent des phénomènes de colo-

ration analogues à ceux des cellules de la première paire, mais ils sont souvent plus acidophiles, se colorant en rouge par la fuchsine acide.

Dans la *Smaris expalpis*, cette glande, ainsi que la suivante, présente certaines variations. Au lieu de deux paires de glandes (n°s 3 et 4) sur le côté dorsal du rostre, je n'en trouve ici qu'une seule paire, mais celle-ci est très grande et présente deux élargissements, comme si elle était composée de deux parties, ou en voie de division.

(Une autre petite glande, qui est située sur les côtés et sous le rostre, paraît correspondre au n° 6. Mais il est difficile de s'en rendre exactement compte).

N° 4. — La quatrième paire de glandes (glandes *dorsales postérieures*) occupe une position plus dorsale, par rapport aux glandes n° 3, et aussi plus latérale. Elles sont ordinairement plus grandes que celles-ci, parfois même presque doubles.

Leur structure ressemble beaucoup à celle de la deuxième paire; leurs cellules sont grandes, coniques ou pyramidales, granuleuses, ou présentant des granulations dans les mailles du réseau cytoplasmique. Les noyaux, et leurs nucléoles ressemblent aux mêmes formations des glandes de la deuxième paire. Parfois les canaux d'excrétion de la deuxième et ceux de la quatrième paires se réunissent à une courte distance de leur sortie des glandes (fig. 42), et forment un canal unique qui se réunit plus tard aux canaux des autres glandes du même côté.

Chez l'*Erythræus regalis*, j'ai retrouvé, dans les glandes dorsales postérieures, un même arrangement que dans les glandes réniformes ; il y existe de petits canaux intracellulaires, à la partie centrale des cellules glandulaires (fig. 45). Ces canaux convergent et se réunissent en un grand canal, par lequel la sécrétion s'écoule avant de se vider dans les canaux communs. Je n'ai pas revu aussi distinctement ces petits canaux intracellulaires dans d'autres espèces que dans l'*Erythræus regalis*.

N° 5. — Les glandes de la cinquième paire, ou glandes *œsophagiennes postérieures*, sont assez variables quant à leur position. Dans les *Trombidium* (fig. 48), elles se trouvent comme celles de la sixième paire, placées sous l'œsophage, en arrière et au-dessous du grand ganglion nerveux.

Une position semblable s'observe chez la *Smaris*, où elle est provoquée par la position du rostre ; mais les glandes sont ici placées en avant du ganglion. Dans ce dernier genre, elles sont grandes et arrondies; dans la plupart des autres, elles sont plus petites, et situées au-dessus de l'œsophage, en avant du ganglion, et en avant et au-dessous de celles de la deuxième paire, parfois aussi au-dessous de celles de la quatrième paire.

Elles sont fréquemment rondes ou réniformes. Dans l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus*, l'échancrure d'où sort le canal excréteur se trouve du côté supérieur. Dans plusieurs genres (*Sperchon*, *Lebertia*, *Hydrachna*, *Curvipes*, etc.), le canal en sort par la partie antérieure et se réunit à celui des glandes de la seconde paire (fig. 44).

La structure histologique de ces glandes est très semblable à celle des glandes de la troisième paire; elles présentent des cellules courtes, d'une consistance très ferme, avec un cytoplasma moins granuleux. Sur des préparations, où les glandes n°s 2 et 4 ont perdu leur contenu, par suite d'une fixation moins heureuse, celles de la troisième et de la cinquième paires sont encore bien conservées.

N° 6. — Les glandes de la sixième paire (glandes *œsophagiennes antérieures*) sont ordinairement petites et d'une structure analogue à celles des deux paires que je viens de décrire. Dans la plupart des genres, il m'a été impossible de retrouver cette paire de glandes, et il est vraisemblable qu'elle n'existe pas chez eux. Je l'ai trouvée chez l'*Erythræus*, les *Rhyncholophus*, les *Trombidium*, la *Smaris*, le *Diplodontus*, le *Limnochares*, mais elle existe probablement encore dans plusieurs genres.

N° 7. — La glande *trachéenne impaire* me paraît très intéressante à plusieurs égards ; peut-être même est-elle la plus intéressante de toutes celles que présentent les Acariens prostigmatiques. Jusqu'ici, elle est restée tout à fait inconnue dans les genres : *Erythræus*, *Rhyncholophus*, *Limnesia*, *Sperchon*, *Lebertia*, *Euthyas*, *Thyas* (proprement dit), et *Tarsotomus*, où je l'ai trouvée.

L'existence de cette glande a été signalée pour la première fois en 1895, par Michael [154] chez le *Panisus* (*Thyas*) *petrophilus* ; en 1896, le même auteur [156] en retrouva une, peut-être analogue, dans le *Molgus* et la *Bdella*. Pollock [200] l'a retrouvée dans l'*Hydrachna inermis*, et v. Vleet [282] l'a peut-être revue chez le *Limnochares*. Berlese [20], qui a représenté une coupe du *Rhyncholophus quisquiliarum*, n'y a pas signalé l'existence de cette glande.

Sa structure est tout à fait différente de celle des glandes salivaires proprement dites et des organes excréteurs. En outre — fait très important — elle présente des formes et des grandeurs variables, mais qui se laissent ranger par séries évolutives graduelles, de telle sorte qu'on peut ainsi découvrir les affinités naturelles ou les divergences de genres dans lesquels ces affinités ou ces divergences sont cachées par ailleurs. Les pleines conséquences de ce fait ne sauraient se dégager qu'après l'étude approfondie de toutes les familles et de tous les genres principaux. Cependant, je puis déjà, d'après mes recherches, esquisser quelques-unes de ces conséquences.

Je commencerai par décrire la glande impaire trachéenne dans une espèce où son développement m'a paru être le plus particulier : l'*Erythræus regalis*.

Ici, comme chez les *Rhyncholophus*, la glande est située dorsalement, dans la saillie frontale du corps, entre la crête et les grands troncs trachéens (fig. 10, 13). Dans l'*Erythræus*, cette glande est extrêmement mince, longue et ramifiée ; son diamètre est d'environ 7 μ (5 à 13 μ) ; sa longueur est très difficile à mesurer, parce qu'elle s'enchevêtre

dans toutes les directions de telle manière que je n'ai pu, jusqu'ici, dans cette espèce, la suivre sur toute l'étendue de sa course.

La première fois que j'ai observé cette glande, elle a évoqué dans mon esprit l'idée de la glande antennaire (« Antennendrüse ») de certains Crustacés. Comme celle-ci, la glande de l'*Erythræus* est située près des organes sensoriels et des poils sensitifs. Il est difficile de dire si ces deux organes sont homologues ou non chez les Crustacés et les Acariens, leur structure étant différente. Mais je trouve vraisemblable que la glande trachéenne de l'*Erythræus* dérive d'une formation néphridienne, telle que les néphridies des Vers.

En tout cas, dans cette espèce, la glande se présente sous forme d'un tube très allongé, serpentiforme, uniformément calibré, et ne possédant ni vésicules, ni élargissements, excepté les branches. Dans toute sa longueur, règne un canal étroit, mais distinct, occupant son axe, et probablement pourvu de parois chitinisées. Les tissus du reste de la glande sont mous et très délicats; ils sont difficiles à fixer et à colorer.

Fig. 51, *c*. — *Erythræus regalis; gl. no. 7*, coupe longitudinale d'une ramification, fortement agrandie.

Les cellules sont prismatiques, ou rarement coniques, et toutes placées autour de la lumière du canal. Leur structure est finement vésiculeuse ou réticulaire, les vésicules, ou mailles, devenant de plus en plus étroites à mesure qu'on s'approche de la lumière. Leurs noyaux sont arrondis, situés surtout près de la périphérie; ils possèdent ordinairement un petit nucléole (fig. 51, *a*, *b*, et 51, *c*).

Je n'ai pu trouver avec certitude le commencement de cette glande dans l'*Erythræus*; elle est d'ailleurs formée de plusieurs branches qui se réunissent. A sa partie terminale (proximale), plusieurs de ces branches débouchent dans une échancrure située entre les deux troncs trachéens. Je crois avoir vu une courte continuation du canal d'excrétion

entre les deux troncs; mais je ne sais au juste si la sécrétion s'écoule par là, ou si elle se réunit, dans le rostre, avec celle des glandes salivaires; ce doute provient de ce que je n'ai jamais vu le canal de la glande impaire se prolonger jusqu'à la rencontre de l'autre canal, ou jusqu'à la bouche.

Ceci rend encore plus difficile la possibilité de se faire une idée exacte du rôle de cette glande; je trouve seulement très douteux qu'elle soit une véritable glande salivaire. Dans toutes les espèces où je l'ai rencontrée, elle paraît liée aux troncs trachéens, c'est pourquoi je lui ai donné le nom de glande trachéenne, qui ne présume de rien, et permettra de se livrer à toutes les interprétations possibles sur sa fonction, lorsqu'on sera en possession d'indications suffisantes.

Parfois, j'ai trouvé son canal rempli par un produit de sécrétion; mais je n'ai pas observé les qualités spécifiques de ce produit.

Dans le *Rhyncholophus vertex*, cette glande n'est que peu modifiée (fig. 52). Elle y est un peu plus grosse, mais plus courte et moins ramifiée; ses cellules et leurs noyaux sont plus distincts, mais d'une structure tout à fait analogue à celle que je viens de décrire pour l'*Erythræus*. Son canal efférent paraît également déboucher dans une échancrure située entre les deux troncs trachéens.

Dans le *Rhyncholophus norvegicus* (fig. 53), nous pouvons observer un nouveau degré de développement, tendant à une certaine simplification. La glande trachéenne y est encore plus grosse et plus courte (environ 30-50 μ de diamètre). Elle ne décrit que deux ou trois courbures.

La longueur est, ici, également difficile à mesurer; cependant, je suis certain qu'elle n'atteint pas le huitième de la longueur dans l'*Erythræus regalis*.

Sa structure reste analogue à ce qu'elle était précédemment, mais les mailles des réseaux sont plus grandes, et les petits noyaux (2-3 μ de diamètre) sont situés plus près du centre de la cellule.

Je parlerai maintenant de ce qui se passe chez l'*Hy-*

drachna globosa (fig. 54). Je suis sûr qu'il existe plusieurs espèces intermédiaires entre cette forme et le *Rhyncholophus norvegicus*, mais je ne les connais pas encore. Peut-être l'*Hydrachna inermis* décrite par Pollock [200] est-elle dans ce cas. Si la description de cet auteur est exacte, la glande trachéenne de cette espèce est très sinueuse, et rappelle la disposition présentée par les *Rhyncholophus* ; mais je crains que M. Pollock n'ait confondu les glandes tubulaires (n° 1) avec la glande trachéenne impaire (n° 7). Les indications qu'il donne sur la longueur et la position de ces deux organes (Voy. ci-dessus, p. 109) sont si surprenantes que je ne puis me rapporter à sa description qu'avec des réserves.

Dans l'*Hydrachna globosa*, la glande est déplacée vers le bas. Elle est située presque verticalement, dans la partie frontale, entre le rostre et les yeux; elle ne présente que de légères ondulations; sa longueur, dans un exemplaire de 3 millimètres de long, est d'environ $0^{mm},5$, et son diamètre de 35 μ environ. Elle débouche entre les pièces sigmoïdes des troncs trachéens

Les cellules sont, ici, placées obliquement, et non plus perpendiculairement à la grande lumière centrale. Leurs noyaux ont un diamètre d'environ 6-8 μ et renferment souvent deux ou plusieurs nucléoles, se colorant à la fuchsine acide. Dans la partie interne des cellules, j'ai trouvé parfois une sécrétion finement granuleuse, se colorant en rouge à la fuchsine acide, ou en jaune à l'orange G.

Le genre *Limnesia* m'a présenté un autre type de glande, que j'ai surtout étudié dans la *Limnesia maculata*. Ici, la glande est encore un peu plus déplacée vers le bas que dans l'exemple précédent; elle se trouve entre les mandibules (ou les pièces sigmoïdes) et les grandes glandes salivaires arrondies; son extrémité supérieure est située entre les glandes n°s 3 et 4 et la peau de la région frontale (fig. 23).

Elle est droite, très mince, son diamètre étant de 25 μ; sa longueur est d'environ $0^{mm},35$, souvent plus courte. Sa structure (fig. 55, *a*, *b*) montre clairement qu'il s'agit bien

de la glande trachéenne impaire. Ses cellules sont minces, obliques, et les noyaux (3-4 μ de diamètre) occupent à peu près la même position que dans l'*Hydrachna*, souvent plus près du canal central. Ceci est étroit et bien distinct.

Dans le *Sperchon* et la *Lebertia*, la longueur de la glande est encore plus réduite, mais sa position et sa structure restent semblables à celles des derniers exemples que je viens d'énumérer.

En continuant cette série, je puis placer la *Thyas* à la suite des types précédents. Dans la *Thyas dentata*, le diamètre de la glande est relativement grande (60 μ), mais sa longueur est encore plus réduite ($0^{mm},15$), et sa position se trouve modifiée; elle ne dépasse guère le bord postérieur des mandibules, et est placée très obliquement (fig. 22).

Enfin, MICHAEL [**154**] a trouvé cette glande dans le *Panisus*, entièrement renfermée dans le rostre, et la décrit ainsi (p. 192) :

« En addition aux glandes paires décrites, il y a une glande impaire, en forme de saucisse (fig. 23, *asg.*), pratiquement dans la ligne médiane de la partie postérieure du rostre. Elle a environ $0^{mm},11$ de longueur, avec un diamètre d'environ $0^{mm},02$; c'est un organe charnu, avec une lumière extrêmement étroite, situé entre les groupes pairs et en forme d'éventail, de muscles qui courent de la « pièce sigmoïde » jusqu'aux mandibules. Le canal de cette glande est court et étroit et se dirige directement en avant vers la chambre buccale. »

Chez l'*Euthyas longirostris*, j'ai trouvé la glande trachéenne à peu près identique à ce qu'elle est chez la *Thyas*.

Dans la famille des *Hydryphantidæ*, il existe probablement des espèces où cette glande se présente à l'état d'ultime réduction, mais je n'ai pas encore eu le temps de les examiner. Dans le genre *Hydryphantes*, ni SCHAUB, ni POLLOCK, ni personne autre, n'ont retrouvé cette glande ; je l'ai moi-même cherchée en vain dans l'*Hydryphantes ruber*. Je n'ose dire qu'elle n'y existe pas, car il est bien difficile

de la découvrir dans les petites espèces où sa réduction est très avancée. Dans les cas dont je parle, elle ne saurait exister que sur une ou deux coupes sagittales ou frontales, et peut être facilement détruite lors de la section des pièces chitineuses, auxquelles elle est toujours liée dans les espèces aquatiques.

J'ai vu une forme réduite de cette glande trachéenne dans l'*Arrhenurus emarginator*, le *Curvipes fuscatus*, et le *Curvipes laminatus*. Mais j'ignore si elle existe dans toutes les espèces des genres *Arrhenurus* et *Curvipes*. Je l'ai cherchée en vain dans plusieurs espèces de *Curvipes*, et aussi dans les genres *Neumania*, *Atax*, *Hydrochoreutes*, *Eulaïs*, *Tiphys*, *Acercus*, *Megapus*, *Hygrobates*, *Trombidium* et *Ottonia*. Les coupes que j'ai faites avec la plupart de ces genres ne sont cependant ni assez nombreuses, ni assez parfaites, pour que je puisse leur dénier complètement l'existence de cette glande.

J'ai été très étonné de ne pouvoir la retrouver dans les *Trombidiidæ*, qui sont regardées comme étant très voisines des *Hydryphantidæ*, et surtout de la *Thyas* et de l'*Euthyas*. Si cette absence est réelle dans les *Trombidiidæ* proprement dites, ceci indiquerait, à mon sens, qu'il existe entre ces deux familles une distance plus considérable qu'on ne le croit généralement.

Je dois ajouter que mes recherches ne m'ont pas encore donné une certitude à cet égard. En tout cas, la glande est presque rudimentaire chez les *Trombidiidæ*, si toutefois elle y existe ; ce fait, réuni à plusieurs autres d'égale importance, comme par exemple les différences entre les organes génitaux, les ventouses, les mandibules et le corps, indique qu'il n'est pas juste de réunir, comme l'a fait Trouessart [269], les *Trombidiidæ* et les *Rhyncholophidæ*, même en une sous-famille.

Pour l'*Hygrobates longipalpis* et l'*Hygrobates reticulatus*, je crois pouvoir dire, presque avec certitude, que la glande trachéenne ne s'y trouve pas. J'ai examiné à cet égard

plusieurs coupes frontales et transversales, sur lesquelles des sections transversales de la glande auraient été très visibles sous forme d'étoiles, mais je n'en ai trouvé aucune trace.

D'après la manière dont j'envisage l'évolution des Acariens prostigmatiques, ceci indique qu'il existe une profonde coupure entre la famille des *Hygrobatidæ* (*sensu stricto*), et celles des *Limnesiidæ*, des *Lebertiidæ*, des *Hydryphantidæ* et des *Arrhenuridæ*, par exemple, la première de ces familles s'étant développée aux dépens d'une autre forme ancestrale que celles-ci. Dans la suite, j'aurai à m'étendre plus longuement sur cette évolution comparative.

Je me suis demandé si la glande trachéenne pourrait être l'homologue des glandes venimeuses que l'on rencontre dans les mandibules des Araignées, des Pseudoscorpionidés, etc. Contre cette homologie, nous avons d'abord ce fait que la glande trachéenne des Acariens est impaire, et située dans le thorax, ou céphalo-thorax, derrière les mandibules, mais non pas dans celles-ci. Cependant, cette différence de situation n'est pas considérable, et peut être due à des modifications secondaires ; même dans l'*Erythræus* et les *Rhyncholophus*, il existe des branches, ou ramifications de la glande, qui pourraient aboutir à la formation de deux glandes séparées.

Je ne voudrais pas exclure la possibilité d'une homologie entre ces formations et les glandes antennaires des Crustacés, mais je ne puis, non plus, en trouver des preuves formelles.

J'ai enfin découvert, dans le *Tarsotomus Hercules*, une grande glande impaire ($0^{mm},20$ de longueur sur $0^{mm},10$ de largeur), qui, à première vue, est très différente de la glande trachéenne ci-dessus décrite, mais qui, d'après mon opinion, dérive de celle-ci (fig. 56). Cette glande du *Tarsotomus* est tout à fait semblable à celle que Michael [156] a découverte dans les genres *Bdella* et *Molgus*. Il l'a décrite, et discute l'homologie de cet organe chez le *Panisus*

et le *Molgus* (p. 496-497), en insistant surtout sur leurs différences. La description serait trop longue pour pouvoir être reproduite ici toute entière, mais il importe d'en citer les passages principaux :

« ... La glande, dans la *Bdella*, est pressée tout contre la surface dorsale du céphalothorax... et, finalement, leur histologie est aussi différente que peut l'être celle de deux glandes ; la glande de la *Thyas* ayant une structure intime (« minute structure ») très semblable à celle des glandes salivaires tubulaires de la *Bdella*, tandis que la glande de la *Bdella* est un organe solide, mais non charnu, avec une très petite lumière irrégulière, ou, parfois, sans aucune lumière distincte, par suite de ce fait que ses côtés peuvent se comprimer, et sont composés de grandes cellules en formes de colonnes, dont l'extrémité, dirigée vers l'extérieur de l'organe, s'élargit légèrement ; dans ces extrémités élargies sont situés les petits noyaux, avec de petits nucléoles très distincts, se colorant d'une manière foncée (fig. 34). Le contenu des cellules ne se colore presque pas du tout; les parois des cellules ne se colorent pas, mais sont pourtant très aisément visibles. Dans la *Bdella Basteri*, les cellules ont une longueur moyenne d'environ $0^{mm},04$ à $0^{mm},05$, quelques-unes, voisines de l'extrémité postérieure, sont plus longues, sur une largeur moyenne de 10 à 12 μ. Les noyaux ont un diamètre moyen d'environ 5 μ, celui des nucléoles est inférieur à 2 μ. Pour cette même espèce, le contenu des cellules a l'apparence d'un très fin réseau ; tandis que dans quelques espèces plus petites de *Bdella*, par exemple *B. vulgaris*, la glande est encore plus solide, et a l'apparence de posséder une consistance presque tendineuse (fig. 12). »

« La glande impaire est une très grosse glande; dans la *B. Basteri*, elle possède une longueur moyenne d'environ $0^{mm},4$ chez le mâle, et $0^{mm},5$ chez la femelle, avec une largeur d'environ $0^{mm},17$ et une épaisseur d'environ $0^{mm},15$ à $0^{mm},19$, dans la partie la plus épaisse. Dans quelques espèces plus petites, elle est encore plus grosse, proportion-

nellement. Dans la *B. Basteri*, l'extérieur de la glande, quand elle est séparée par dissection, est d'un rouge foncé naturel, qui la rend très visible. La forme de cet organe varie considérablement dans les différentes espèces, et varie même dans divers spécimens d'une même espèce ; mais de telles variations dans une même espèce ne comportent que des différences dans la proportion de la longueur à la largeur, les longueurs comparatives entre les extrémités antérieure et postérieure, et autres choses semblables ; le plan général de la forme est toujours semblable dans la même espèce, autant que je l'ai vu... »

« Le canal de cette glande est court et droit, mais plutôt large en diamètre, et décrit quelques zigzags longitudinaux, et il est évidemment capable d'expansion ; il commence sur la ligne médiane de la glande entre les extrémités antérieures des deux rouleaux précités ; sur les coupes, il peut être suivi à quelque distance dans la substance de la glande. L'extrémité antérieure du canal est élargie et forme une chambre membraneuse ovale, qui est généralement plus ou moins remplie par la sécrétion de la glande. Cette chambre commence derrière les mandibules, mais empiète un peu entre leurs extrémités proximales ; là, cette chambre desservant la glande s'ouvre dans un espace se continuant avec la chambre à air, d'où se détache les principaux troncs trachéens. La sécrétion trouvée dans la chambre glandulaire est un liquide jaune, huileux, et, dans les spécimens qui ont été dans l'alcool, une balle jaune, fibreuse ou cristalline, peut être fréquemment trouvée dans cette chambre. »

La structure de la glande, dans le *Tarsotomus* (fig. 56), est très semblable à celle de la *Bdella* ; je puis, sur les meilleures de mes préparations, retrouver les limites des cellules et observer leurs noyaux, qui sont situés comme chez celle-ci. La longueur des cellules est parfois 40 μ sur une largeur de 15 μ, mais assez variable.

En ce qui concerne l'identification de cette glande avec la glande trachéenne du *Rhyncholophus*, de l'*Erythræus*, etc.,

on peut invoquer en sa faveur les arguments suivants : la glande est impaire dans les deux types; elle débouche au même endroit, est séparée des autres glandes et présente un canal identique, étroit et central, fréquemment ondulé et ramifié (fig. 52 et 56). Elle varie beaucoup dans les divers genres, et paraît se modifier très facilement. La structure histologique reste très semblable dans les différentes espèces. Elle est réticulée, avec des mailles grandes vers la périphérie et s'amincissant vers le canal central. Immédiatement contre le canal, le réseau est très serré et rempli d'une sécrétion homogène. Michael (p. 497), sans connaître les formes les plus simples de la glande, émet une hypothèse qui explique bien la grandeur et la structure plus complexe qui s'observent chez le *Molgus*, la *Bdella* et le *Tarsotomus*; il s'exprime ainsi à ce sujet :

« ... Sur cette plate-forme... se trouvent deux rouleaux (« rolls ») de substance disposés longitudinalement, et dont les côtés internes se compriment si étroitement qu'ils sont souvent pratiquement soudés dans les adultes; mais, dans les nymphes, ils sont distincts et donnent à la glande l'apparence d'avoir eu une origine double, ou, en tout cas, que cette partie de la glande ait eu une structure en fer à cheval, qui s'est comprimée dans la suite. »

Mon opinion est justement que la glande trachéenne des *Bdella*, *Molgus* et *Tarsotomus* est composée de deux ou quatre parties à peu près parallèles, qui se sont réunies pour former une large glande. De cette manière, on peut s'expliquer l'existence de parties latérales élargies (« rolls ») et de canaux multiples; la glande se laisse ainsi dériver de celle du *Rhyncholophus norvegicus* ou d'une forme voisine.

Cette découverte rapproche la famille des *Anystidæ* (équivalente à l'ancienne famille des *Erythræidæ*) de celles des *Bdellidæ* et des *Rhyncholophidæ*. Je montrerai plus tard que divers autres caractères légitiment ce rapprochement.

Il existe également une glande impaire chez la *Smaris*

(fig. 50, *gl. 7.*), mais celle-ci diffère si considérablement, quant à sa structure et à son débouché, de celle que je viens de décrire, que je ne puis les identifier. Je l'appellerai

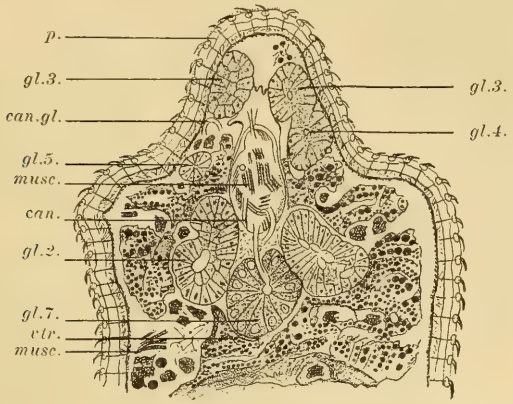


Fig. 50. — *Smaris expalpis.* Coupe frontale, montrant la disposition des glandes salivaires nos 2, 3 et 4 (réunies), 5 et 7, une partie du rostre, des diverticules du ventricule, la peau, etc.

« *glandula impar Smaridis* ». Elle est ronde ou réniforme, située immédiatement derrière le rostre, et débouche dans un grand canal qui parcourt le rostre comme dans le cas des autres glandes salivaires. Ses cellules sont minces, coniques; elles rayonnent autour du centre, traversé par le canal d'excrétion.

Si cette glande a la même origine que la glande trachéenne, les genres auxquels elles appartiennent toutes deux sont séparés maintenant l'un de l'autre par une distance si considérable qu'ils doivent s'être écartés de leur point de départ dans des sens tout à fait divergents.

C. — Organes excréteurs et organes à fonction inconnue.

L'organe excréteur proprement dit a été décrit, dans plusieurs genres d'Acariens prostigmatiques, par divers auteurs (Pagenstecher, Croneberg, Henking, Schaub,

Pollock, Michael, Berlese, et autres). Je n'ai, ici, que peu de choses à ajouter à leurs descriptions.

La position de l'organe excréteur dans le plan médian et sur le côté dorsal est bien connue. J'attirerai l'attention sur ce fait qu'il est tout d'abord double ; c'est là la règle, parfois cependant, comme chez les *Hygrobates*, il est multiple au lieu d'être simplement double à son origine. Ce dédoublement peut indiquer que cet organe est composé par la réunion de deux tubes de Malpighi (d'après Michael), ou de deux ou plusieurs néphridies.

Les cellules de l'organe excréteur, dont je présente quelques figures (fig. 31 : *Curvipes*; fig. 60 : *Erythræus*; fig. 62 : *Rhyncholophus*; fig. 63 : *Lebertia*), possèdent les caractères des cellules glandulaires; elles renferment de grands noyaux, qui, pendant la période fonctionnelle, présentent plusieurs nucléoles. Le cytoplasma y est très uniforme, finement granuleux, et se colore faiblement à la fuchsine acide.

Berlese [**22**] (p. 180) a soigneusement décrit les divers produits d'excrétion des *Trombidium* et *Rhyncholophus* (« calcoli escrementici », « cristalli di acido urico », etc.).

Dans la figure 60, empruntée à l'*Erythræus regalis*, je représente plusieurs sortes de cristaux ordinaires; ce sont surtout de grands cristaux concentriques (parfois multicentriques) dont plusieurs sont réunis en un grand corpuscule d'excrétion. Sur les figures 62 et spécialement 63, on voit, au contraire, de très petits cristaux (*cr.*)

Parmi les organes excréteurs, je rappellerai l'existence des deux sortes de glandes que j'ai découvertes et décrites antérieurement [**244**]; ce sont les *glandulæ globulosæ* des *Lebertiidæ*, et les *glandulæ Limnesiæ* du genre *Limnesia*.

En ce qui concerne les *glandulæ globulosæ*, qui sécrètent des concrétions solides, je renverrai à ma description précédente [**244**] (p. 401-406, et fig. 1-4). Ces glandes paraissent être caractéristiques de la famille des *Lebertiidæ*.

La figure 57 représente, en bas, quelques cellules très agrandies (vues à l'aide d'un objectif à immersion) de ces « *glandulæ Limnesiæ* ». Ces cellules, surtout leurs grands filaments ergastoplasmiques se colorent fortement par la thionine, tandis que les nombreux nucléoles sont ici très heureusement colorés par la fuchsine et l'orange G ; la sécrétion liquide contenue dans le grand canal se colore bien par l'orange.

Ces deux glandes remplissent probablement une fonction excrétoire mais peut-être aussi venimeuse (*glandulæ globulosæ*) ; peut-être les *glandulæ Limnesiæ* servent-elles de glandes accessoires pour les organes génitaux. Ce sont là des questions qui ne sauraient être résolues sans de nouvelles recherches.

A cette occasion, je dois attirer l'attention sur deux autres sortes de glandes qui, autant que je puis le savoir, ne sont pas encore connues, ce sont : 1°) des glandes rostrales contenues dans l'extrémité antérieure du rostre des Rhyncholophidés, et 2°) des cellules glandulaires situées dans le dernier article des pattes de quelques Acariens d'eau douce, par exemple des *Lebertia*.

Les glandes rostrales (*glandulæ rostrales*) des genres *Rhyncholophus* et *Erythræus* (fig. 68) ressemblent beaucoup à certaines glandes cutanées molles de l'*Hydrachna* par exemple. Elles sont composées de cellules nombreuses et très petites, et débouchent dans la partie antérieure du rostre, où se trouvent plusieurs poils, et une ventouse multifide chez l'*Erythræus*. Je crois pouvoir leur attribuer un rôle favorisant la fixation du rostre dans les tissus de la proie, ou facilitant la succion des sucs nutritifs par oblitération des bords de la plaie.

Quant aux glandes des griffes pédieuses (*glandulæ unguales*), il est plus difficile de concevoir leurs fonctions. Elles sont, en apparence, unicellulaires (fig. 67, *gl.*), et accompagnées de

poils situés sur les côtés des griffes. Peut-être leur sécrétion lubrifie-t-elle les griffes, et favorise-t-elle leurs fonctions. D'autres poils, raides et ramifiés, servent peut-être à nettoyer ces mêmes griffes. Lorsque celles-ci se rétractent, elles passent en effet entre les différents poils, et sont soumises à leur contact.

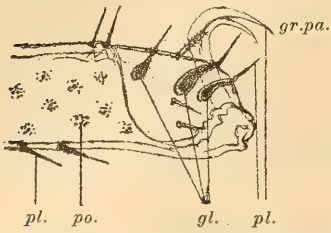


Fig. 67. — *Lebertia porosa*. Préparation fraîche. L'extrémité de la deuxième patte, avec des griffes, des poils et des glandes.

Des recherches directes sur les poils des Acariens pourraient, à elles seules, exiger beaucoup de travaux, mais donneraient des résultats intéressants. Je ne puis, actuellement, insister sur ce sujet.

Parmi les organes à fonction inconnue, je dois encore rappeler l'existence de formations très intéressantes pour l'anatomie comparée, mais, aussi, très difficiles à bien comprendre. Ce sont, d'une part, les cellules situées en dedans de la peau, chez l'*Hydrachna*, et, d'autre part, l' « organe central » (« *organum centrale* ») de plusieurs Acariens d'eau douce.

Je désire donner à ce dernier organe un nom indifférent, n'impliquant rien quant à sa fonction ; je puis même dire que parfois il n'est pas situé tout à fait centralement, ainsi que je l'expliquerai bientôt.

Michael [154] a observé cet organe dans le *Panisus* (*Thyas*), sans lui assigner un nom spécial (« glands of unknown function »), et K. Thon [273] l'a vu également dans l'*Arrhenurus Neumani* et *globator* (« Räthselhaftes Organ am Gonadenbeutel »). Croneberg, Schaub, Pollock et Nordenskiöld ne paraissent pas avoir vu cet organe, qui, dans le *Curvipes* et l'*Hydryphantes* est cependant trop grand pour devoir être omis.

Je l'ai attentivement recherché dans un grand nombre de genres, afin d'arriver à savoir s'il est commun ou spécial, et voici ce que j'ai trouvé.

Il n'existe pas dans les genres terrestres que j'ai examinés ; mais je l'ai rencontré dans les genres aquatiques suivants : *Tiphys*, *Curvipes*, *Atax*, *Neumania*, *Arrhenurus*, *Mideopsis*, *Megapus*, *Hygrobates*, *Diplodontus*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Euthyas*, *Panisus* et *Lebertia ;* il est très réduit dans ce dernier genre.

Je n'ai pas trouvé d'organe central dans les genres : *Eulaïs*, *Piersigia*, *Limnochares*, *Sperchon* et *Hydrachna*. En ce qui concerne les genres *Teutonia*, *Pseudosperchon*, *Oxus*, et *Frontipoda*, je n'ai pas disposé de préparations suffisantes. Chez la *Limnesia maculata*, j'ai enfin découvert cet organe sous une forme très réduite, et situé ailleurs que d'habitude, ventralement près des « glandes de *Limnesia* ».

D'après K. Thon [**273**], les limites des cellules de cet organe sont très indistinctes, dans les *Arrhenurus Neumani* et *globator*. Voici ce qu'il dit (p. 115) :

« Dans des cas très rares, nous trouvons ici des traces de limites des cellules, et çà et là des traces de granulations (« Körner »).

Dans les espèces que j'ai examinées, j'ai, au contraire, trouvé des cellules très distinctes, et bien nucléées.

Voici ce qu'écrit Michael [**154**], parmi d'autres choses, au sujet de ce même organe (p. 197) :

« ... Une paire d'organes presque globulaires ou elliptiques, d'environ $0^{mm},04$ de diamètre chez le mâle et d'environ $0^{mm},05$ à $0^{mm},1$ chez la femelle. Ces organes ont toute apparence d'être des glandes; ils sont composés de cellules distinctement nucléées, étroitement comprimées, et allongées, d'environ $0^{mm},01$ de diamètre, et sur des coupes, ils montrent partout une disposition cellulaire similaire; ils sont tout à fait solides, et sans lumière; mais je n'ai pu trouver trace d'aucun canal en émanant... »

Dans la *Tiphys lutescens*, l'organe central est très développé (son diamètre atteint $0^{mm},25$) et ses cellules sont très nettement séparées (fig. 64) ; elles ont environ 56 μ de longueur (au maximum) sur 22 μ de largeur.

Les parois cellulaires sont minces, mais distinctes. Sur cette même préparation, il existe dans chaque cellule une zone périphérique claire, dans laquelle se voient de fines stries transversales, atteignant la zone semblable de la cellule voisine (« Intercellularbrücken »). La partie centrale est remplie d'un cytoplasma uniforme, finement granuleux, se colorant faiblement à l'hématoxyline (D). Les noyaux sont assez petits (environ 7 μ de diamètre), ronds, allongés ou étranglés, et pourvus d'un ou plusieurs nucléoles distincts qui se colorent en partie à l'hémalun et aussi à la fuchsine acide.

Dans les autres genres que j'ai examinés, l'organe central reste très semblable à ce que je viens de décrire, mais il est plus petit. Il est pourtant assez grand chez l'*Hygrobates*, le *Curvipes*, l'*Hydryphantes* et la *Thyas*, plus petit chez l'*Arrhenurus*, et encore plus chez la *Lebertia* et la *Limnesia*. Dans ce dernier genre, il n'est pas situé centralement, mais près du côté ventral, entre les « glandes de Limnesia », les organes génitaux et le ventricule. Sa structure est très semblable dans tous les genres. Je suis sûr qu'il n'est jamais pourvu de canal d'excrétion ni d'une lumière quelconque. Cependant, cet organe présente, comme l'ont indiqué aussi Michael et K. Thon, un aspect glandulaire.

Je crois avec peine, comme K. Thon en a admis l'éventualité, que l'organe central soit intéressé dans la spermatogenèse. Pendant un moment, j'avais pensé que ce pouvait être un organe lumineux, car on voit dans cette direction, chez plusieurs individus vivants, deux points phosphorescents ; mais chez l'*Hydryphantes* et la *Thyas*, par exemple, où l'organe est très grand, ces points ne sont pas nettement visibles.

L'organe central est ordinairement placé au contact de trois autres sortes d'organes : le ventricule, les organes génitaux, et l'organe excréteur. Je m'étais même imaginé que l'organe central pourrait fonctionner comme une sorte de « nid de cellules » pour un ou plusieurs de ces trois

organes ; mais j'ai vu dans la suite que les cellules de chacun d'eux se développent sur place, aux dépens des précédentes.

Ce qui m'a souvent frappé, sur les coupes, c'est l'identité de coloration de cet organe et de l'organe excréteur, auquel il est le plus intimement lié. Il m'a paru, parfois (par exemple chez le *Curvipes fuscatus*), que les cellules de l'organe central se continuent insensiblement avec celles de l'organe excréteur ; mais ceci n'est pas toujours le cas. J'estime également digne de remarque le fait que l'organe central de la *Limnesia* se colore différemment de la « glande de Limnesia » dont il reste voisin cependant.

Je n'ai pas voulu passer sous silence ces hypothèses relatives à cet organe énigmatique, mais j'incline vers cette opinion qu'il est adapté à un rôle de sécrétion interne.

Dans deux des genres où il fait défaut : l'*Hydrachna* et le *Sperchon*, il existe, en dedans de la peau, de grandes cellules, semblables, dans ce dernier genre, à des leucocytes, mais plus nombreuses et plus grandes, et pourvues de vastes noyaux, multinucléolés. Dans l'*Hydrachna* (fig. 15, *oen.*), il se trouve quelques cellules fort différentes des leucocytes, se divisant très vivement, et formant un ensemble finement granuleux ; elles ressemblent aux œnocytes trouvés dans certains Insectes, par exemple par de Sinéty [225] dans les Phasmes. Le rôle des œnocytes n'est pas bien connu, mais on leur attribue un rôle probable de sécrétion interne. Ce rôle pourrait peut-être convenir aux cellules de l'*Hydrachna* et du *Sperchon* et à l'organe central des autres genres.

En tout cas, le développement variable ou le défaut de cet organe fait ressortir l'hétérogénéité de certains genres d'Acariens d'eau douce, et augmente la divergence entre les familles des *Lebertiidæ*, des *Sperchonidæ*, des *Limnesiidæ*, des *Hydrachnidæ*, des *Hygrobatidæ*, des *Hydryphantidæ*, des *Eulaïdæ*, et plusieurs autres. Mais il existe encore un grand nombre de genres dans lesquels l'existence ou le développement de cet organe est tout à fait inconnu.

Parmi les organes à fonction inconnue, je range aussi les ventouses génitales des *Prostigmata*, dont je dirai seulement quelques mots.

Pollock [200] nous a affirmé que ces ventouses sont des glandes, et a trouvé des pores fins dans leur calotte chitineuse externe. K. Thon les a trouvées de nature sensitive, et les a appelées « Genital-Sinneskörperchen ». Comme je l'ai récemment expliqué [249], je reste dans le doute à leur égard.

Dans plusieurs genres (*Hygrobates*, *Tiphys*, *Curvipes*, *Atax* et *Limnesia* par exemple), il y a une ressemblance entre ces ventouses et certains organes sensitifs. Mais dans d'autres, comme l'*Hydrachna* et la *Piersigia*, les cellules des ventouses sont très semblables à celles des glandes; seulement, je n'ai pas trouvé d'orifice externe distinct, bien qu'il me semble avoir vu une sécrétion en dehors de la peau.

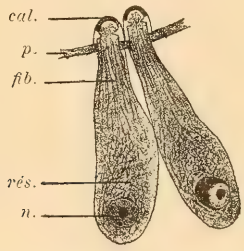


Fig. 58. — *Piersigia limophila*. Coupe sagittale, deux veutouses.

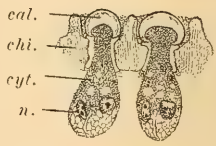


Fig. 59. — *Hydrachna globosa*. Coupe sagittale, deux ventouses.

Je représente ci-dessus des cellules de deux ventouses de chacune de ces espèces (fig. 58 et 59). Ces cellules sont longues, d'une structure finement réticulée et fibrillaire, et présentent parfois de petites gouttes et grains (fig. 59). Les noyaux de la *Piersigia* (fig. 58) sont grands et souvent plurinucléolés.

Les nerfs sont ici peu développés, ce qui accroît la difficulté de considérer ces organes comme sensoriels. Je n'y ai jamais trouvé de petits ganglions, comme dans le rostre ou sous les poils sensitifs de la crête de l'*Erythræus*.

J'espère pouvoir faire plus tard des recherches spéciales

sur cette question. K. Thon [273] (p. 120) a également promis un travail spécial sur les ventouses. Jusqu'à présent, je ne puis trouver d'arguments définitifs pour bien expliquer la nature exacte de ces formations.

CHAPITRE VI

REMARQUES SUR LE SYSTÈME NERVEUX ET LES ORGANES DES SENS

Le système nerveux des Acariens prostigmatiques a été soigneusement étudié par différents auteurs que j'ai déjà cités fréquemment, et surtout par Schaub [216, *a*] et Michael [154 et 156], qui ont découvert les grands nerfs principaux sortant de la grande masse nerveuse formée par la coalescence des ganglions sus- et sous-œsophagiens. Il reste à étudier des détails anatomiques et histologiques. C'est ainsi que les terminaisons nerveuses des organes génitaux n'ont pas encore été suffisamment examinées. Les diverses espèces présentent également des différences quant au ganglion, celles-ci se manifestent surtout dans sa position, sa forme et sa grandeur. Je n'ai pas trouvé ces différences assez importantes pour pouvoir approfondir leur examen ; elles ne sont d'ailleurs pas constantes et varient dans une même espèce.

Je n'ajouterai aux recherches antérieures que les trois observations suivantes.

A. — J'ai retrouvé le grand nerf rostral bien développé dans l'*Erythræus regalis* (fig. 9), où il se détache du ganglion sus-œsophagien et envoie des branches nombreuses à toutes les parties centrales et inférieures du rostre, surtout aux muscles du pharynx et des mandibules. Sur le parcours de ce nerf, j'ai trouvé deux petits ganglions accessoires, très réduits, ne formant que de simples groupes de cellules ganglionnaires, situées près de l'extrémité antérieure du nerf, sous la mandibule. Chacun de ces derniers ganglions

ne possède que trois ou quatre cellules allongées, bipolaires. Je rappelle ce fait parce qu'il est assez rare de trouver des ganglions accessoires dans les Acariens prostigmatiques. Il en existe surtout quelques-uns sous les organes sensitifs dans la partie antérieure du corps, entre les yeux ou en avant de ceux-ci (d'après Schaub, Pl. V, fig. 6, chez l'*Atax*).

Je n'ai pas retrouvé les deux groupes de cellules ganglionnaires figurées par Schaub (Pl. IV, fig. 1, *gl.*) dans les nerfs génitaux de l'*Hydryphantes*, bien que j'aie examiné plusieurs espèces à cet égard. Les fibres nerveuses sont très délicates et difficiles à suivre sur de longs trajets.

B. — En fait d'organes sensoriels, on a signalé des yeux et des poils tactiles. Les premiers font défaut dans quelques Acariens prostigmatiques, par exemple chez les Cheylétidés parasites et chez la *Rhagidia gigas* d'après Nordenskiöld [**182**].

Dans la plupart des *Prostigmata*, les yeux sont bien développés; on les trouve le plus souvent au nombre de quatre (deux paires), très rapprochés (*Eulaïs*) ou, au contraire, bien séparés (*Diplodontus*). Ordinairement, les deux yeux d'un même côté sont réunis (*Erythræus*, *Bdella*, *Tarsotomus*, *Ottonia*, *Hydrachna*, *Hygrobates*, *Curvipes*, *Lebertia*, etc.); ils sont rarement pédonculés (*Trombidium*). Dans quelques genres (*Cyta*, *Hydrachna*, *Thyas*), on a trouvé un cinquième œil médian, impair.

Ce sont encore Schaub et Michael qui ont donné les descriptions les plus complètes de la structure des yeux de certains Acariens prostigmatiques; ils paraissent construits d'après le même type simple (une lentille biconvexe, du pigment et des bâtonnets rétiniens se réunissant avec le nerf optique), et ne présentent que de très petites modifications.

Haller [**83**] a essayé d'attribuer aux divers poils les différentes sortes de sensations (poils olfactifs, auditifs et tactiles proprement dits). On trouve le plus ordinairement que ces hypothèses de Haller ne sont pas suffisamment motivées et que la question reste encore ouverte.

Pour une sorte particulière de poils, j'ai observé un mode de fixation spéciale, qui peut donner des indications sur leurs fonctions.

Je veux parler de deux paires de poils, situées dans la crête de l'*Erythræus regalis*. Cette crête présente deux sortes de poils différents : les uns très nombreux, dentelés, ressemblant à ceux du corps (ce sont probablement des poils tactiles) et les autres, au nombre de quatre, et très minces. Une paire de ces poils est fixée dans la partie antérieure élargie de la crête et l'autre dans sa partie postérieure, également élargie. Ces quatre poils sont fixés dans de grands pores, distincts et bien connus.

Deux ou plusieurs de ces poils se retrouvent dans beaucoup de genres d'Acariens prostigmatiques. Trouessart et Oudemans les ont parfois trouvés claviformes, et le premier les a comparés aux poils bien connus des *Oribatidæ*, fixés dans les « faux stigmates ». Ils existent également dans le *Rhyncholophus*, la *Smaris*, l'*Anystis*, l'*Ottonia*, le *Trombidium*, etc.

Dans ce dernier genre, ils ont été bien décrits par Henking [89], qui les considère comme des poils sensitifs (p. 412).

Les pores de l'*Erythræus* sont profonds, la chitine de la crête est très épaisse, et le poil de chaque pore est fixé à sa partie la plus profonde. J'ai trouvé plusieurs membranes minces, chitineuses, presque parallèles à la surface, mais cependant un peu obliques, traversant toute la cavité du pore ; elles limitent entre elles des espaces étroits et irréguliers. Il existe au moins cinq ou six de ces membranes, perforées au centre pour le passage du poil, qui est mince et lisse (fig. 69).

Je crois qu'elles servent à propager et multiplier les vibrations du poil, et que celui-ci remplit un rôle auditif.

En dedans de l'appareil chitineux, il y a un ganglion nerveux auquel aboutissent plusieurs nerfs, dont l'un se dirige directement vers le poil (fig. 13). De ce même nerf, émanent précédemment plusieurs branches se rendant aux poils tactiles ordinaires.

L'espace situé sous la crête, entre les fins nerfs, est rempli par une multitude de leucocytes (fig. 13 et 69); plus à l'intérieur, on y trouve plusieurs glandes, et surtout des branches de la glande n° 7.

Je pense que l'organisation de ces poils des grands pores de la crête, ou des pièces chitineuses analogues qui se trouvent dans d'autres genres (*Rhyncholophus*, *Trombidium*, *Ottonia*, *Anystis*, *Tarsotomus*, *Smaris*, *Euthyas*, et autres), reste semblable, mais je n'ai pas réussi à retrouver aussi nettement la structure complexe que présente l'*Erythræus*. La description donnée par Henking [**89**] (p. 575 et fig. 11) de cet appareil est un peu différente, mais reste assez semblable à ce qui s'observe dans notre espèce.

Il faut remarquer que ce ne sont pas ces poils auxquels Haller a donné le nom de poils auditifs. Déjà, Claparède [**43**] a nommé des organes auditifs dans cette région du corps, chez l'*Atax*, mais sans prouver leur nature (p. 469). C'est pourquoi Schaub [**216**, *a*] a rejeté cette hypothèse (p. 138) et supposé, pour l'*Hydryphantes*, qu'il s'agit d'yeux atrophiés, servant encore comme organes sensoriels,

Pour la *Smaris lyncæa*, je suis douteux si l'organe trouvé entre les yeux est vraiment une autre paire d'yeux. J'ai déjà critiqué cette manière de voir [**243**] (p. 4), et je crois que Berlese s'est trompé à cet égard et que l'espèce citée n'est qu'un synonyme de la *Smaris expalpis*. Cet organe est probablement sensitif et analogue à celui de la crête de l'*Erythræus*.

C. — Henking [**89**] a également décrit des poils et des cellules sensitifs dans le dernier article des premières pattes du *Trombidium*. Je les ai retrouvées dans ce genre, et aussi dans les *Rhyncholophus* et les *Erythræus*, au même endroit, ainsi que dans l'appendice tactile ou cinquième article des pattes des mêmes genres. Mes recherches ne sont pas encore complètement achevées sur ce point.

CHAPITRE VII

ORGANES GÉNITAUX

Presque tous les auteurs cités, depuis PAGENSTECHER jusqu'à K. THON, ont décrit les organes génitaux de certaines espèces d'Acariens. J'ajouterai à leurs descriptions quelques remarques relatives surtout aux organes mâles, dans lesquels les différences sont les plus grandes.

I. — Appareil génital mâle.

MICHAEL [156] (p. 504) divise l'appareil génital mâle du *Molgus* en dix organes (Voy. p. 153). Je crois pouvoir répartir ces organes, dans l'ensemble des Acariens prostigmatiques, en quatre groupes, qui sont les suivants :

A. Les testicules et leurs canaux ;

B. Les glandes annexes et les organes chitineux accessoires ;

C. Le pénis ;

D. Les organes génitaux externes.

Je ne pourrai maintenir cet ordre que partiellement dans les descriptions spéciales qui vont suivre, les organes étant souvent intriqués les uns dans les autres. Ces organes peuvent se présenter sous des formes très variées. Dans quelques genres, ils sont très réduits, et dans d'autres ils sont très développés et fortement modifiés.

Le *Trombidium fuliginosum* décrit par HENKING [89], présente, comme MICHAEL l'a déjà dit, des organes génitaux mâles compliqués; mais ces mêmes organes sont encore beaucoup plus complexes dans le *Molgus*, la *Bdella*, le *Tarsotomus*, l'*Erythræus*, la *Limnesia*, et plusieurs autres genres, tandis que leur différenciation est beaucoup moins avancée dans certains autres.

Dans quelques espèces, ce sont les testicules qui sont spécialement développés ; dans d'autres, ce sont les glandes

annexes ou les organes chitineux. Je parlerai surtout des organes qui présentent une différenciation spéciale.

A. — *Les testicules et leurs canaux.*

1. *Les testicules.* — La forme la plus simple des testicules des Acariens est celle d'un sac unique, dont les cellules pariétales se divisent et forment ainsi des cellules spermatiques mères, qui, par leurs divisions ultérieures, donnent naissance aux spermatocytes, engendrant à leur tour les spermatozoïdes.

Je n'ai pas retrouvé cet état de simplicité absolue dans les espèces de *Prostigmata* examinées. Dans les formes les plus simples, j'ai observé des élargissements ou des diverticules plus ou moins étendus; cependant, la plupart des genres présentent le type de sac (« Gonadenhöhle ») assez bien conservé.

Même dans des formes élevées (comme les *Rhyncholophus*, *Curvipes*, *Arrhenurus*), on retrouve cette disposition simple, à l'état jeune.

Une disposition également simple s'observe d'après la description de Michael [154] (p. 192-194, fig. 17 et 28) chez le *Panisus petrophilus*, qui présente un double sac avec quatre élargissements. Une organisation semblable, mais plus développée, se retrouve chez la *Thyas*, le *Sperchon*, et aussi, d'après K. Thon [273] chez les *Arrhenurus globator* et *Neumani*.

Dans l'*Arrhenurus pustulator*, j'ai observé de plus grandes évaginations des sacs testiculaires, et c'est là le cas le plus commun dans les espèces que j'ai examinées. Schaub [216 *a*] a décrit chez l'*Hydryphantes* cinq paires de sacs testiculaires, symétriques.

Dans les *Trombidium*, ces sacs sont très sinueux et il en émane plusieurs ramifications volumineuses qui peuvent remplir toute une grande partie du corps.

Dans les *Rhyncholophus*, il existe peu de ramifications,

mais elles sont grandes, et les sacs eux-mêmes s'allongent excessivement et s'étendent très loin en avant.

Dans l'*Erythræus*, nous trouvons les testicules divisés en plusieurs grands embranchements ou sacs arrondis ou polygonaux, qui entourent de tous côtés les autres organes génitaux, même les glandes annexes (fig. 10, 71). Ces embranchements restent en communication avec les sacs principaux. Une disposition semblable, mais moins accentuée, s'observe chez le *Tarsotomus* (fig. 74).

J'ai enfin trouvé, surtout dans l'*Hydrachna*, déjà décrit par Pollock [200], et dans la *Limnesia*, une division et un développement énormes des testicules. Dans une seule coupe (fig. 1) de l'*Hydrachna*, on peut voir cinquante (ou plus) petits sacs testiculaires, globuleux, et, dans un même individu, le nombre de ces petits sacs est de plusieurs centaines. Ils sont répartis presque partout en grappes, pénètrent jusqu'à la peau, entre les diverticules du ventricule, etc.; pour plusieurs genres, les ovaires des femelles sont dans le même cas. J'ai figuré une coupe de cette sorte (*Limnesia*) dans un travail précédent [244] (p. 407, fig. 5). Des concordances existent ainsi, à cet égard, entre l'*Hydrachna* et la *Limnesia*. Chez l'*Hygrobates*, la *Lebertia*, le *Curvipes*, la *Neumania* et l'*Eulaïs*, on peut également trouver des ramifications assez vastes, mais non pas aussi nombreuses que dans les deux genres précités.

De chaque masse testiculaire secondaire, part un canal qui se réunit à d'autres identiques; les nouveaux canaux ainsi formés se réunissent à leur tour entre eux, et forment finalement les grands canaux déférents. Je ne puis donner de renseignements détaillés sur la grandeur ou le nombre des sacs dans les diverses espèces, ces caractères changeant, dans chaque individu, avec l'état de maturité sexuelle.

La structure des sacs testiculaires reste identique dans la plupart des formes, et telle qu'elle a été décrite par certains auteurs dont je rappellerai ici seulement quelques-uns.

Pollock [200] (p. 38) a trouvé, dans l'*Hydrachna inermis*, que chaque testicule (« germinal gland ») est recouvert d'une membrane délicate et consiste en plusieurs cellules rondes (« the sperm mother cells »), et en petites masses formées de spermatozoïdes à divers stades de développement. Les spermatozoïdes mûrs sont filiformes et réunis en balles près du centre du testicule. Le grand canal déférent possède une membrane extérieure, une couche musculaire intermédiaire, et, intérieurement, des cellules épithéliales. Le canal s'élargit en une grande vésicule, mais s'amincit avant son entrée dans le conduit éjaculateur.

Michael [156] (p. 504-505) écrit entre autres choses, au sujet des testicules du *Molgus* (*Bdella*) : « Les testicules forment deux masses plus ou moins pyriformes, de chaque côté de l'animal qui, étant *in situ*, restent presque perpendiculaires. Quand ils sont mûrs, ils forcent parfois leur chemin entre les lobes du cæcum, ou le poursuivent à côté, et peuvent être trouvés ainsi comprimés presque contre la surface dorsale. »

« Dans la *Bdella Basteri*, la tunique extérieure de chaque testicule, spécialement là où il reste placé contre le sac enveloppant (« embedding sac »), et la partie voisine de son côté externe, est composée de grandes cellules, à démarcations indistinctes, contenant quelque peu de plasma solide, se colorant facilement, et possédant un noyau très clair, presque circulaire, d'environ $0^{mm},01$ de diamètre, muni d'un nucléole d'environ 3 à 4 μ. »

« Ces cellules perdent leurs caractères dans le mâle à maturité; ici, elles se distinguent plus facilement l'une de l'autre, sont considérablement plus grandes, et très irrégulières de formes; le noyau a entièrement disparu, et le contenu des cellules s'est divisé en nombreux spermatozoïdes à divers stades de développement, correspondant à l'âge de la cellule. Ces cellules sont naturellement les cellules-mères spermatiques (« sperm-mother cells »); la paroi interne de chacune se détruit, et les spermatozoïdes sont envoyés dans

une chambre close formant la portion interne de l'organe, qui possède, comme tunique externe, les cellules nucléées. »

« Les testicules sont grands et bien développés dans la nymphe, quand elle est à sa taille maxima, mais pourtant ils n'y sont pas aussi développés que dans l'image, et ils ne contiennent pas, au stade nymphal, de spermatozoïdes mûrs. Les autres organes mâles sont relativement petits dans la nymphe, ou y font complètement défaut. »

J'ai pu observer et suivre divers stades de la spermatogenèse chez l'*Arrhenurus*, l'*Erythræus* et la *Lebertia*, mais la petitesse des éléments rend ces observations difficiles, et je n'ai pas trouvé tous les stades de la caryokinèse (mitoschisis).

Les testicules sont d'abord formés, ordinairement, de plusieurs cellules polygonales dont le diamètre, dans l'*Arrhenurus pustulator*, égale environ 30 μ; leurs noyaux ont 10 μ environ, et renferment un grand nucléole.

Les cellules se divisent rapidement par caryokinèse; parfois, la division commence par les cellules du centre, et parfois par celles de la périphérie. Je n'ai pu observer une règle fixe concernant le lieu où s'effectuerait le commencement de cette division. Ce lieu paraît dépendre de circonstances variables. Chaque cellule s'accroît et se divise en un grand nombre de cellules mères spermatiques; celles-ci s'accroissent à leur tour pour donner ensuite naissance aux spermatocytes (spermatogonies). Ces derniers se divisent finalement en plusieurs spermatozoïdes (fig. 70).

Je ne puis, jusqu'ici, connaître avec certitude le nombre des chromosomes dans les diverses espèces, les éléments étant extrêmement petits. Dans l'*Arrhenurus pustulator*, je crois en avoir vu dix.

Les spermatocytes sont nombreux et ont un diamètre d'environ 5 μ, dans l'*Arrhenurus pustulator* et l'*Erythræus regalis*, 4 μ dans l'*Hydrachna globosa* et le *Sperchon brevirostris*, et 2-3 μ dans le *Tarsotomus Hercules* Berlese. Mes préparations n'ayant pas été fixées et colorées dans le but

spécial de l'étude des caryokinèses, il m'est impossible de représenter tous les stades de celles-ci. Je donnerai seulement une figure relative à l'*Arrhenurus* (fig. 70), sur laquelle j'ai vu plusieurs stades de caryokinèse, et aussi des spermatozoïdes.

Dans quelques espèces, comme l'*Erythræus regalis* et l'*Hydrachna globosa*, ceux-ci sont faciles à examiner, avec l'aide d'un objectif à immersion. Ils sont relativement grands, et d'environ 7 μ de longueur dans les deux espèces. Leur tête est très distincte (fig. 76), bien que n'étant pas beaucoup plus volumineuse que le segment moyen, qui lui-même se continue insensiblement avec la queue, épaisse et courte. Pour favoriser la démonstration, la taille des spermatozoïdes a été exagérée sur les figures 76, 77 et 78.

Lorsque les spermatozoïdes sont presque mûrs, ils restent encore, pendant un certain temps, renfermés dans une enveloppe membraneuse (fig. 76 *a*, 77 *a*, *b*, *c*, 78 *a*, *b*), dont la rupture les rend libres. Même dans le canal du pénis, je les ai vus encore renfermés dans cette enveloppe.

Les spermatozoïdes de l'*Arrhenurus pustulator* et du *Trombidium holosericeum* sont plus petits, d'environ 3-4 μ de longueur ; ceux du *Tarsotomus Hercules* le sont encore plus, environ 2-3 μ. La tête est très grosse, surtout dans le *Sperchon brevirostris* (fig. 78), où les spermatozoïdes restent d'ordinaire courbés. Je regrette de ne pouvoir, faute de temps, faire des études comparatives sur les spermatozoïdes des diverses espèces.

Schaub [**216** *a*] ne paraît pas avoir vu les spermatozoïdes dans l'espèce qu'il décrit, et Michael ne donne pas de dessins agrandis pour les genres *Bdella*, *Molgus* et *Panisus*, mais il a donné des figures très intéressantes pour une Gamaside : le *Gamasus crassus* [**152**] (fig. 35).

Entre les spermatozoïdes, on trouve une sécrétion en forme de gouttes. De même que Michael, pour les espèces qu'il a examinées, je ne puis, pour les miennes, affirmer si cette sécrétion dérive des cellules testiculaires ou des

glandes annexes. Cependant, je trouverais peu vraisemblable cette dernière explication, car j'ai toujours trouvé la sécrétion dans l'intérieur des testicules, même dans certaines espèces chez lesquelles les glandes annexes sont réduites ou font défaut.

2. *Les canaux déférents.* — Les canaux déférents sont relativement simples dans quelques genres, comme l'*Hydrachna*, le *Rhyncholophus* et l'*Hydryphantes*; mais ils y sont volumineux et sinueux, et se mettent directement en communication avec le canal du pénis. Dans d'autres genres, comme la *Bdella*, l'*Erythræus*, le *Tarsotomus* et la *Limnesia*, ils sont, au contraire, compliqués, et communiquent parfois avec certaines glandes annexes et appareils chitineux

Les canaux du *Trombidium* et de l'*Hydryphantes* ont été décrits par Henking [**89**] et Schaub [**216** *a*].

Je vais décrire ici le canal déférent de la *Limnesia*, qui représente à cet égard un type un peu plus évolué, que nous retrouvons peut-être, avec de grandes modifications, dans le *Molgus*, par suite de la présence des « *mucous glands* » de Michael.

Ce canal forme un tube cylindrique, dont le diamètre est d'environ 40-65 μ, très long (près de 1 millimètre de longueur), et recourbé. Tout d'abord il se dirige vers le bas, puis décrit un demi-cercle, et prend sa course vers l'avant, jusqu'au grand ganglion nerveux, puis il se recourbe, et suit une course opposée, parallèle à la précédente, pour déboucher enfin dans le canal pénien. Il présente une certaine ressemblance avec les tubes de Malpighi, ou glandes tubulaires n° 1 ; son rôle n'est pas seulement celui d'un simple canal, mais — fait important pour la comparaison avec le *Molgus* — il assume en même temps une fonction glandulaire, surtout dans sa première partie, dont j'ai figuré une coupe à l'endroit d'une courbure (fig. 79). Nous voyons, sur cette figure, une coupe longitudinale et une coupe transversale du canal.

Ce tube est composé par deux sortes d'éléments différents :

a) des cellules glandulaires internes, et *b*) des muscles constricteurs externes.

a) Les cellules glandulaires sont disposées radialement ; elles sont presque perpendiculaires à la lumière du canal, et ont, dans la première portion du tube, une longueur d'environ 20 μ sur une largeur maxima de 12 μ. Leur structure est fibrillaire ; leurs noyaux, presque ronds, sont situés à l'extrémité interne, près de la lumière, et ont un diamètre d'environ 3-4 μ, avec un nucléole central de 1μ,5. La taille de ces cellules diminue ensuite, et, dans la portion terminale, elles sont très petites et aplaties.

b) Au contraire, la couche musculaire externe devient de plus en plus épaisse, en même temps que la lumière, d'abord réduite à une simple fente, s'élargit considérablement, surtout après la sécrétion des cellules glandulaires.

J'ai trouvé partout, dans la lumière, des spermatozoïdes et deux sortes de produits de sécrétion : l'un, granuleux, comme dans les grands canaux testiculaires, et l'autre à l'état liquide.

Je ne puis dire si les « glandes de Limnesia » représentent, elles aussi, des glandes accessoires génitales. Elles débouchent, à l'extérieur, dans un pore situé sur le quatrième épimère.

Les canaux déférents de l'*Erythræus* sont longs, mais tout d'abord d'une structure simple. Lorsqu'ils débouchent des testicules, ils sont volumineux, puis ils s'amincissent au fur et à mesure qu'ils courent en avant. Après avoir décrit une courbure, ils prennent une direction opposée, pour atteindre finalement le canal du pénis. Leur lumière est grande ; ils sont munis d'une couche musculaire externe, et sont surtout formés de cellules très plates (d'environ 4-7 μ de hauteur), striées, se colorant spécialement à la fuchsine acide ou à l'orange. Leurs noyaux, ronds, mesurent environ 5 μ de diamètre et sont situés au centre des cellules.

B. — *Les glandes annexes et les appareils chitineux.*

Les glandes annexes présentent un développement très différent suivant les genres. Dans quelques-uns de ceux-ci, il ne s'en trouve pas; dans d'autres, on n'en voit qu'une seule, impaire, tantôt petite, ou tantôt grande; dans d'autres, enfin, il s'en trouve plusieurs, formant, avec des appareils chitineux, un ensemble compliqué, et dont on ne peut bien décrire les parties séparément.

Je me limiterai surtout, ici, à l'étude du dernier de ces types, que j'ai retrouvé, à divers états, chez l' *Erythræus* et le *Tarsotomus*.

Ces appareils montrent une ressemblance étonnante avec les organes décrits par Michael [**156**] chez le *Molgus* (p. 505-514). Il y a pourtant de grandes différences qui justifient la répartition de ces trois genres en trois familles distinctes.

Il serait trop long de reproduire l'excellente description de Michael; aussi me bornerai-je à énumérer les différents groupes d'organes que décrit l'acarologiste anglais. Outre les testicules, le « pont » des testicules et les lèvres génitales externes, il énumère sept organes spéciaux : 1° « the embedding-sacs »; 2° « the great mucous glands »; 3° « the glandular antechambers »; 4° « the pénial canal with its accessories »; 5° « the azygous accessory gland »; 6° « the laminated gland »; 7° « the air-chambers ». C'est là un appareil génital très compliqué, et qui n'existe pas dans la plupart des Acariens.

Dans l'*Erythræus*, et partiellement dans le *Tarsotomus*, j'ai retrouvé plusieurs organes semblables; il est difficile de savoir s'ils sont vraiment homologues aux organes du *Molgus* et de la *Bdella*. Avant que d'entrer dans des détails, je vais faire un essai d'identification entre les organes génitaux mâles de l'*Erythræus* et ceux du *Molgus* (d'après la description de Michael en ce qui concerne ce dernier). Je tiens à

bien déclarer que ce n'est là qu'une homologation provisoire du moins à certains points.

Les neuf systèmes d'organes sont les suivants :

1. *Testes.*
2. *Vas deferens* de l'*Erythræus* = « common duct, testicular bridge, mucous glands et glandular antechamber » du *Molgus.*
3. *Glandula adnexa, longa, anterior* de l'*Erythræus* = « azygous accessory gland of male genital organs » du *Molgus.*
4. *Glandulæ majores tubulares posteriores* de l'*Erythræus* = « embedding sac of male genital organs » du *Molgus.*
5. *Apparati spinulosi* de l'*Erythræus* = « air-chamber » du *Molgus.*
6. *Cameræ lamellosæ* de l'*Erythræus* = « laminated gland » du *Molgus.*
7. *Organum membranoideum* chez l'*Erythræus.*
8. *Pénis*, avec ses muscles et supports de chitine.
9. *Labia externa* avec ses poils.

1° A la description précédente des testicules, je dois ajouter que ceux-ci sont beaucoup plus volumineux et développés dans l'*Erythræus* (et dans le *Tarsotomus*) que dans le *Molgus.*

2° Au contraire, les homologues possibles du canal déférent, et spécialement les « glandes muqueuses », sont extrêmement différenciées et volumineuses chez le *Molgus.*

3° J'ai découvert, chez l'*Erythræus regalis*, une glande très longue, dont je n'ai retrouvé la pareille dans aucun genre d'Acariens prostigmatiques. Elle ressemble beaucoup à la longue « glande du pénis », observée dans certains Phalangidés, comme le *Phalangium opilio* (L).

Il est difficile de déterminer exactement sa longueur, parce qu'elle est très sinueuse et court dans diverses directions; je la crois probablement plus longue que le corps, dont elle est même peut-être double. Elle commence au

centre de celui-ci, par un élargissement globulaire; mais, à part cet élargissement, son diamètre reste uniforme, et égal à 80 μ environ. Sa structure histologique (fig. 72) est très nette; les cellules se colorent facilement à l'hématoxyline, et la sécrétion qui se collecte à leur partie interne à l'orange.

Cette glande est composée de cellules longues, prismatiques, d'environ 35-40 μ de longueur sur 10 μ de largeur; les noyaux des cellules sont ronds et d'un diamètre de 6 μ environ; ils sont ordinairement placés dans la partie externe ou dans la partie centrale, et possèdent un nucléole de 1 μ,5 de diamètre; la partie externe du cytoplasma est réticulaire, tandis que sa partie interne est fibrillaire. Les cellules sont souvent pourvues de vacuoles.

Je n'ai pas trouvé de sécrétion distincte dans la mince lumière de la glande, réduite ici souvent à une ligne. Sur une coupe transversale (fig. 72, *cp. tr.*), on distingue la disposition radiaire des cellules. Ce qui m'a surtout fait penser que cette glande (*glandula adnexa, longa, anterior*) est homologue à « the azygous accessory gland of male genital organs » du *Molgus*, c'est sa situation et sa ressemblance avec le sac accessoire (« Anhangsschlauch ») du *Trombidium fuliginosum*, décrit par Henking [89] (p. 588 et fig. 17, *ah.*).

Pourtant, la structure diffère dans les trois genres, et la position de la glande de l'*Erythræus* n'est pas exclusivement antérieure au pénis ; on en trouve aussi quelques branches sur les côtés de celui-ci.

Quelle est la sécrétion spéciale qui provient de cette glande ? je ne puis le dire dès à présent, non plus que Michael et Henking.

4° Les *glandulæ majores, tubulares, posteriores* de l'*Erythræus* sont paires, situées principalement du côté postérieur et inférieur des autres organes génitaux mâles, mais elles s'étendent aussi latéralement (fig. 71, *gl. ma. p.*). et possèdent une très grande longueur. Dans certaines parties, elles res-

semblent extérieurement à la glande longue, que je viens de décrire, mais leurs cellules sont différentes, elles sont plus longues et plus minces que dans celle-ci, d'une structure fibrillaire, et ne se colorent que faiblement à l'hématoxyline. Au moyen de la tricoloration, si fréquemment employée, les cellules prennent ici une teinte grisâtre.

La plus grande longueur que je leur aie trouvé est de 60 μ sur 3-12 de largeur environ ; leurs noyaux ont un diamètre de 3-5 μ. Leur longueur varie considérablement ; dans la partie élargie de la glande, renfermant des spicules chitineux (fig. 71, *ap. spin.*), les cellules sont très plates (7 μ), et pourvues de noyaux allongés.

La lumière de ces glandes est très grande, toujours ouverte, protégée par une membrane mince, bien que résistante, apparemment de nature chitineuse, mais ne se colorant pas facilement à l'orange.

La position et la structure cellulaire de ces glandes présentent une ressemblance prononcée avec les glandes auxquelles j'ai donné le même nom chez le *Tarsotomus Hercules* ; ses cellules ont aussi une certaine ressemblance avec celles de l' « embedding sac » du *Molgus* ; mais une homologation serait ici assez douteuse.

5° L'appareil épineux (*apparatus spinulosus*) est un organe pair, intimement lié de chaque côté aux glandes dont je viens de traiter. La réunion de ces deux organes est même si intime qu'ils n'en forment peut-être qu'un seul ; les spicules seraient engendrés par la glande et feraient partie de sa membrane interne chitineuse. On trouve l'appareil épineux à l'intérieur de la glande, autour et dans un étranglement situé entre deux grands élargissements de celle-ci et les faisant communiquer l'un avec l'autre. Chacun de ces élargissements a un diamètre de $0^{mm},25$; leur ensemble forme sur plusieurs coupes un ∞ (fig. 71).

Cet appareil épineux consiste en une multitude de longs spicules minces, ou fils chitineux, qui, tout d'abord, sont creux, fixés à la membrane interne des glandes. Ceux-ci se

ramifient, et leurs ramifications d'un même côté se réunissent à celles qui leur correspondent du côté opposé, formant ainsi un filet, ou réseau, des spicules enchevêtrés. Plusieurs des spicules sont libres à leur extrémité. Je crois que ce filet, ou réseau, peut servir en quelque sorte de réservoir, en empêchant les sécrétions glandulaires, et peut-être même les spermatozoïdes, de s'échapper trop rapidement ; seulement les chambres et les réseaux sont d'ordinaire, sur mes coupes, sans un contenu.

Cette paire d'organes est située latéralement, et derrière le canal pénien. Il existe une ouverture qui me paraît parfois conduire dans le canal du pénis, mais souvent aussi dans l'organe suivant.

6° Les deux chambres lamelleuses (*cameræ lamellosæ*) sont placées immédiatement au-dessous de l'appareil épineux, et sont en communication avec les grandes glandes, ci-dessus décrites (*no.* 4), mais elles forment des organes distincts, et sont presque indépendants de celles-ci (fig. 71, *cha. lam.*).

Elles se composent d'une multitude de minces lamelles chitineuses, ramifiées, et formant un véritable labyrinthe. Dans les compartiments situés entre les lamelles, j'ai trouvé un produit de sécrétion, se colorant faiblement à l'hématoxyline, mais je ne sais avec certitude d'où provient exactement cette sécrétion.

La chambre peut atteindre une longueur de $0^{mm},25$ sur une largeur de $0^{mm},15$. Les parois sont réunies par des branches à la chitine du pénis, surtout dans les parties inférieures et externes. Il existe un passage par lequel son contenu peut être dirigé vers l'ouverture génitale externe (sur les côtés du pénis). Comme on peut le voir sur la figure 71, ces chambres occupent une position oblique, et, sur une coupe transversale, leurs extrémités inférieures sont convergentes. Peut-être forment-elles une sorte de point d'appui pour le pénis.

Cet appareil n'a pas beaucoup de ressemblance avec la

« chambre à air » du *Molgus*, et je me garderai de les homologuer certainement, tout en regardant cette homologation comme possible.

7° J'ai enfin trouvé plus extérieurement, vers l'ouverture génitale, et au-dessous des organes que je viens de décrire, latéralement par rapport à ceux-ci, une série continue de petites cellules que je prenais d'abord pour une invagination de l'hypoderme. Mais ces cellules se colorent beaucoup plus fortement que celui-ci à l'hématoxyline ou à la thionine, et forment de chaque côté une sorte de chambre irrégulière (*organum membranoideum*).

Je suis dans le doute au sujet du véritable caractère de ces cellules, mais j'incline à penser qu'elles sont de nature glandulaire. Peut-être la sécrétion trouvée dans les chambres lamelleuses peut-elle provenir de ce nouvel organe. Les cellules ont ici une longueur de 7 μ sur une largeur de 3-4 μ environ; leurs noyaux sont oblongs. Le tissu membraneux formé par ces cellules s'insinue entre plusieurs des organes ci-dessus décrits, surtout entre les glandes, les chambres lamelleuses et les autres appareils chitineux. Peut-être ce tissu sécrète-t-il de la chitine à destination de ces organes, et, comme je le pensais d'abord, est-il d'origine hypodermique.

Si nous comparons à ces glandes et autres organes génitaux mâles, si nombreux et si compliqués, des *Molgus*, *Bdella* et *Erythræus*, ceux du *Tarsotomus*, nous voyons qu'ils représentent un stade beaucoup plus simple. Mais, cependant, ils ont entre eux bien des traits communs; je vais esquisser rapidement ici leurs principales différences.

1° Les testicules du *Tarsotomus* sont plus volumineux et plus ramifiés que ceux du *Molgus*, mais moins développés que ceux de l'*Erythræus*. Ils se présentent comme de longs sacs latéraux et horizontaux, divisés en sept compartiments, ou plus, à peu près comme chez le *Rhyncholophus norvegicus*; trois parties en sont représentées dans la figure 74.

2° Les canaux déférents sont plus courts dans le *Tarsotomus* et le *Rhyncholophus* que dans l'*Erythræus*.

3° La glande annexe antérieure est ici également beaucoup plus courte que chez l'*Erythræus*. Une sorte de vésicule, ou de réservoir collecteur, se trouve renfermée dans sa partie postérieure; j'y ai trouvé un produit de sécrétion. Un canal part d'ici pour aller jusqu'à celui du pénis.

4° Les grandes glandes postérieures ne sont pas tubulaires dans le *Tarsotomus* ; elles y constituent les plus vastes des dépendances de l'appareil génital, après les testicules; et sont faciles à identifier avec les organes correspondants de l'*Erythræus*, par suite de leur structure et de la présence de l'appareil épineux, modifié, qui se retrouve encore ici à l'intérieur des glandes.

Dans le *Tarsotomus*, il n'existe, de ces glandes paires postérieures, que la partie élargie renfermant les spicules. Cette partie, à laquelle se réduisent les glandes du *Tarsotomus*, n'est pas arrondie, mais polygonale, et mesure, au maximum, environ $0^{mm},23$ dans ses trois dimensions. Ses cellules sont longues et minces, d'une structure fibrillaire. Leurs noyaux sont petits et le plus souvent situés dans la partie périphérique.

Les glandes possèdent une grande cavité arrondie, pourvue d'une membrane chitineuse très solide, et dont le diamètre est d'environ $0^{mm},1$; elle est en communication avec le canal du pénis. La cavité est séparée en deux grandes parties, et une grande saillie conique, chitineuse s'érige en son milieu.

5° Cet appendice conique est très long ($0^{mm},08$ environ), très fort, quelque peu tordu sur lui-même, et pourvu, de tous les côtés, d'épines semblables à celles qui forment l'appareil épineux de l'*Erythræus* ; mais les épines dans le *Tarsotomus* ne sont pas ramifiées et ne se réunissent pas avec celles qui occupent le bord opposé à la saillie.

Cette garniture d'épines s'étend, chez le *Tarsotomus*, sur une plus grande étendue des parois de la cavité; les épines

y sont plus raides et épaisses. J'ai l'impression que tout ce système est un peu mobile, et que la cavité peut être comprimée de telle sorte que les épines de l'appendice conique soient rapprochées des autres; je n'ai pu, cependant, observer de tels mouvements.

Dans la figure 74, j'ai représenté une coupe frontale de cet appareil, et dans la figure 75, une coupe sagittale. L'aspect reste très semblable dans les deux cas. La partie inférieure de la glande, qui correspond aux chambres lamelleuses de l'*Erythræus*, montre une autre structure que les autres parties (fig. 75, à droite); les choses se passent comme si elle renfermait des lamelles chitineuses, mais je n'ai pu obtenir une certitude sur ce point. Il existe une substance cellulaire entre ces lamelles (bord droit supérieur de la figure 75).

6° Je doute que la partie décrite puisse être comparée aux chambres lamelleuses. D'autres régions, autour du pénis et dans son propre canal, sont pourvues d'une multitude d'épines, ou plutôt de lamelles chitineuses. Entre celles-ci, il existe une substance, colorable en bleuâtre à l'hématoxyline ou en rouge à la fuchsine acide, qui me rappelle la substance renfermée entre les lamelles de la chambre de l'*Erythræus*.

Mes coupes de *Tarsotomus* ne sont pas suffisamment réussies pour pouvoir me fournir des éclaircissements satisfaisants à ce sujet.

7° Je n'ai pas ici revu de formations semblables à l'organe membraneux de l'*Erythræus*.

C. — *Le pénis.*

Le pénis et son support chitineux ont été fort bien décrits, par Kœnike et d'autres auteurs, dans plusieurs espèces appartenant surtout aux Acariens d'eau douce. Il peut présenter de très grandes variations dans les différentes espèces, et il serait sans doute très intéressant de suivre son développement. Je me bornerai, pour le moment, à exposer quelques remarques concernant, à ce sujet, l'*Erythræus regalis* et le *Tarsotomus Hercules*.

Le pénis est, chez l'*E. regalis*, très grand, mais ne possède qu'un support chitineux assez mince. Les poils ou les petites épines que sa chitine supporte en grand nombre, surtout dans la partie inférieure, correspondent à d'autres épines semblables situées sur les côtés du canal. Je crois que ces épines ont entre autres fonctions celle d'immobiliser le pénis pendant son repos, et peut-être aussi de le fixer dans le vagin pendant l'accouplement. Mais, sans doute, les épines ont-elles aussi d'autres fonctions que celles que je viens d'indiquer ; elles peuvent, par exemple, retenir et guider le transport des spermatozoïdes et des amas de sécrétion.

J'ai retrouvé des structures semblables sur des coupes de divers genres, comme la *Lebertia*, le *Sperchon*, le *Tarsotomus*.

Ajoutons enfin que les muscles du pénis sont nombreux et forts.

Le pénis du *Tarsotomus* est pourvu d'une chitine plus épaisse et d'une structure plus différenciée que cela n'a lieu dans l'*Erythræus regalis*. Sur ses côtés, s'étendent deux ou trois spirales chitineuses doubles et des élargissements mamillaires sur lesquels se fixent des muscles. Il existe parfois, dans les sinuosités, des cellules qui sont peut-être de nature glandulaire. Je dois simplement noter ici l'existence de ces formations, que je n'ai pu encore étudier en détail.

Dans le canal du pénis, j'ai enfin trouvé un grand nombre d'épines fixées également sur des membranes chitineuses.

D. *Les organes génitaux externes.*

Il est peut-être bon de rappeler ici qu'on ne trouve de ventouses ni au-dessus ni au-dessous des lèvres génitales, mais seulement des poils, chez l'*Erythræus*, le *Rhyncholophus*, le *Tarsotomus* et l'*Anystis* ; ce fait est de nature à provoquer une séparation entre les familles des *Rhyncholophidæ* et des *Anystidæ* d'un côté, et de l'autre côté, plusieurs autres familles comme celles des *Smaridæ*, des *Bdellidæ*, des *Trombidiidæ*, des *Hydrachnidæ*, des *Hygrobatidæ*, des *Lebertiidæ*, etc. (Voy. p. 166).

Il faut remarquer que les organes génitaux mâles du *Rhyncholophus* (*Ritteria*) *norvegicus* et du *R. vertex* ne possèdent pas la complexité qui s'observe dans l'*Erythræus regalis*. Certains auteurs, comme Berlese [**19** et **20**], ont voulu supprimer l'un de ces genres, et réunir toutes leurs espèces dans le genre *Rhyncholophus* (à présent *Erythræus*).

Je pense que les grandes divergences offertes par les organes génitaux apportent ici des arguments supplémentaires pour la séparation de ces genres. Le *Rhyncholophus norvegicus* ne possède que des testicules munis de petits canaux déférents, peut-être une petite glande annexe, un petit pénis faiblement chitinisé, et, naturellement, des lèvres génitales externes avec des poils.

Il est dépourvu des autres organes décrits chez l'*Erythræus*.

Mes préparations de la *Smaris* ne contiennent pas un seul mâle.

II. — Organes génitaux femelles.

Les organes génitaux femelles des Acariens prostigmatiques ne présentent pas l'abondante complexité des organes mâles.

Je puis les répartir dans les cinq groupes suivants :

A. L'ovaire avec les œufs ;

B. L'oviducte ;

C. Le *receptaculum seminis* ;

D. Les glandes annexes ;

E. Les lèvres et plaques génitales externes.

A. — L'*ovaire* varie, quant à sa forme et à sa taille, dans les différentes espèces, et aussi, dans une même espèce, suivant son degré de développement.

Dans plusieurs des Acariens ci-dessus décrits : *Trombidium fuliginosum*, *Hydryphantes ruber*, *Panisus petrophilus* et *Hydrachna inermis*, il présente, d'après Henking, Schaub, Michael et Pollock, la forme d'un anneau. Dans d'autres, sa forme est celle d'un croissant (*Bdella*) ou d'un tronc simple, sur lequel s'étendent des œufs pédonculés.

Chez l'*Erythræus* (fig. 6 et 9), le *Rhyncholophus* et la *Smaris* (fig. 80), j'ai observé une forme plutôt semblable à celle d'un marteau, dont l'oviducte serait le manche. La majeure partie de l'ovaire est dans ces genres située horizontalement, et un peu recourbée ; ceci se voit le mieux sur des jeunes individus (fig. 9).

Les œufs naissent aux bords externes de l'ovaire et sont ordinairement pédonculés. Dans plusieurs espèces, j'ai trouvé l'ovaire fortement ramifié, et se prolongeant en une multitude de branches minces qui pénètrent presque partout entre les autres organes, tout comme cela se passe pour les testicules de l'*Hydrachna* et de la *Limnesia*.

Telle est la disposition présentée par les femelles de l'*Hydrachna globosa*, de la *Thyas dentata*, de l'*Hydryphantes ruber*, du *Diplodontus despiciens*, de la *Lebertia obscura*, du *Tiphys lutescens*, de l'*Hygrobates reticulatus*, des *Trombidium fuliginosum* et *holosericeum*. Dans les cas où on l'observe, j'ai vu, sur les coupes, de longues séries d'œufs jeunes, situés sous la peau, et entourant plusieurs organes, spécialement les diverticules du ventricule (fig. 22 et 29).

Ce sont ces séries d'œufs que Henking, et probablement aussi Croneberg, ont pris pour un tissu adipeux (« Fettkörper ») (Voy. p. 37). Dans un travail précédent [249] (p. 3), j'ai déjà signalé cette erreur de Henking (1). Je ne puis avoir aucun doute sur l'exactitude de l'interprétation que je propose. Les cellules de ces séries se colorent de la même manière que celles des autres régions de l'ovaire, et se développent d'une façon identique; j'ai pu, enfin, mettre nettement en évidence la filiation qui existe entre la partie centrale de l'ovaire et ces séries de cellules disséminées. Je crois probable que ces dernières cellules se nourrissent directement du plasma qui les baigne. Dans la partie centrale, j'ai trouvé, comme Michael dans l'oviducte, un liquide granuleux qui sert peut-être à leur alimentation.

(1) Voy. aussi la figure 1 de mon travail : « Eigenartige Drüsen »... [244] p. 42.

Dans les jeunes femelles, les œufs sont encore petits, et l'ovaire n'occupe qu'une place assez restreinte ; mais, dans celles qui sont plus avancées en âge, les œufs s'accroissent considérablement, refoulent les autres organes, et remplissent la presque totalité du corps. A cet état, il devient même impossible de savoir quelle est la véritable position normale des divers organes. En même temps, la taille s'accroît, de telle sorte que la femelle ovigère est presque toujours plus grande que le mâle ou la femelle jeune, dont elle peut arriver à être le double.

Le développement des œufs est très intéressant à suivre, mais, pour le moment, je dois renoncer à le décrire. Je ne mentionnerai que la grande différence existant entre les enveloppes des œufs dans diverses espèces. Dans l'*Hydrachna globosa*, les plus gros œufs sont enveloppés de trois minces membranes, dont l'externe et l'interne sont finement poreuses, tandis que la médiane paraît composée (sur les coupes) d'une série de petits grains.

Chez la *Thyas dentata*, l'*Hydryphantes ruber* et plusieurs autres, les enveloppes des œufs bien développés sont au contraire formées d'une sorte d'épaisse chitine poreuse. Dans les espèces que j'ai examinées, cette enveloppe apparaît aux dépens de l'œuf même, pendant son développement, et non pendant son séjour ou son passage dans l'oviducte, comme Michael l'a vu dans les cas du *Molgus* et de la *Bdella* [156] (p. 518). L'enveloppe chitineuse peut atteindre une grande épaisseur dans plusieurs espèces; c'est ce qui a permis à Kœnike de parler d'œuf d'hiver. J'ai retrouvé cette même disposition du mois de mars jusqu'au mois de novembre, et je doute que l'interprétation de Kœnike soit exacte.

B. — L'*oviducte* commence par être double dans certaines espèces ; ailleurs il est souvent simple. La disposition est, en général, celle qu'ont décrite plusieurs auteurs : il se compose d'une tunique et d'une couche musculaire. Les couches des grandes cellules, fortement colorables, et mu-

nies d'un cytoplasma granuleux et de petits noyaux, me paraissent plutôt faire partie de l'ovaire.

Pollock [200] (p. 41) a trouvé des valvules musculaires, qui peuvent fermer l'oviducte. Les parois de celui-ci consistent, d'après lui, en trois couches formées de : 1° une membrane externe délicate, se continuant à la surface de tous les organes génitaux; 2° une couche musculaire; 3° un revêtement épithélial interne.

Pollock a décrit certaines petites cellules glandulaires dans les parois de l'oviducte. La glande la plus grande a un diamètre de 23μ,8 et possède un noyau de 10μ,2 de diamètre.

L'oviducte est souvent sinueux; il est donc difficile d'y suivre l'entrée et le passage des œufs. Je crois que ceux-ci sont parfois fécondés durant leur passage dans cet organe.

C. — Le *receptaculum seminis* est formé par un élargissement de l'oviducte, situé dans sa partie inférieure (*Molgus*), médiane (*Rhyncholophus*, *Erythræus*) (fig. 6), ou supérieure (*Smaris*) (fig. 80). Cet élargissement est parfois très vaste, tel est le cas chez l'*Erythræus*.

J'ai rencontré de nombreux spermatozoïdes dans le *receptaculum seminis*. Ils y sont agglomérés en sorte de balles rondes, dans lesquelles ils se disposent radiairement, toutes les têtes divergeant vers la périphérie. Ces balles sont probablement agglutinées par la sécrétion de certaines glandes annexes décrites chez le mâle, ou peut-être aussi par des sécrétions de l'appareil femelle.

D. — Les *glandes annexes* sont assez rares chez les femelles. Michael [156] (p. 516) déclare qu'il n'a pu en trouver une seule.

Pollock écrit : « Dans plusieurs espèces, j'ai observé une petite glande tubulaire, située du côté antérieur de l'ovaire. »

Chez le *Rhyncholophus* et le *Tarsotomus* surtout, il existe une glande annexe très grande; c'est sur ces cas que je vais plus spécialement attirer l'attention, parce que c'est tout à fait inconnu.

Dans les *Rhyncholophus vertex* et *norvegicus*, j'ai vu une

vaste glande creuse, munie d'une grande lumière béante (fig. 61, coupes longitudinale et transversale). Elle ressemble quelque peu à l'organe excréteur ou au ventricule, et est formée de cellules polygonales, sur les coupes disposées en séries et pourvues de grands noyaux. La glande entoure l'ovaire du côté dorsal et suit en partie les côtés de l'organe excréteur. J'ai trouvé parfois sa lumière remplie d'une sécrétion liquide. Elle débouche dans la partie inférieure de l'oviducte. Je m'abstiens de faire aucune hypothèse sur la fonction spéciale qu'elle peut remplir.

La glande annexe du *Tarsotomus Hercules* présente une structure tout à fait différente (fig. 8). Elle ressemble un peu aux glandes salivaires de la *Smaris*, ou aux glandes muqueuses du *Molgus* ♂. Elle est cordiforme, extrêmement vaste, et remplit toute une grande partie (centrale et ventrale) du corps de la femelle. Ses cellules sont prismatiques, pyramidales ou coniques; leurs parois internes disparaissent fréquemment.

La partie antérieure de cette glande est liée à l'oviducte, fortement musculeux dans cette espèce. Sa partie postérieure possède un canal qui débouche vers l'extrémité terminale du corps.

Le rôle de cette glande m'est inconnu, mais sa position et sa liaison avec l'oviducte me font croire qu'elle doit probablement compter parmi les organes génitaux femelles. Je n'ai vu sa pareille dans aucune autre espèce, et personne n'a rien décrit de semblable.

E. *Lèvres et plaques génitales externes*. — Dans les genres terrestres que je viens de nommer (*Tarsotomus*, *Rhyncholophus*, *Erythræus*, et plusieurs autres, comme l'*Anystis*), les lèvres externes de la femelle sont très simples, de même que celles du mâle, et simplement garnies de poils.

Dans d'autres genres terrestres ou aquatiques (*Smaris*, *Trombidium*, *Ottonia*, *Molgus*, *Bdella*, *Scirus*, *Rhagidia*, *Sperchon*, *Pseudo-sperchon*, *Teutonia*, *Lebertia*, *Oxus*, *Frontipoda*, *Mideopsis*, *Atractides*, *Panisus*, *Thyas*, *Hydry-*

phantes, etc.), il existe, outre les poils qui bordent les lèvres, des ventouses internes situées au-dessous de celles-ci ; elles sont ordinairement au nombre de deux ou trois paires, rarement plus, parfois pédonculées. Dans d'autres espèces aquatiques, on observe trois paires de ventouses externes, c'est-à-dire fixées extérieurement sur les lèvres génitales (*Limnesia*, *Hygrobates*, *Mesobates*, *Megapus*, *Tiphys*, *Hydrochoreutes*, *Acercus*, etc.).

Je m'explique ainsi l'évolution de ces ventouses. Les lèvres externes se sont jointes aux lèvres internes, sur lesquelles étaient situées les ventouses. Pour arriver à l'extérieur, celles-ci ont pénétré les lèvres externes.

On observe parfois des irrégularités, le nombre des ventouses d'une seule lèvre externe s'élevant à quatre, ou même à cinq (*Limnesia* et *Hygrobates*, par exemple). Au lieu d'un petit pore garni de poils, il se développe parfois ainsi une ventouse supplémentaire.

Enfin, dans plusieurs Acariens d'eau douce (*Forelia*, *Rivobates*, *Curvipes*, *Neumania*, *Diplodontus*, *Hydrachna*, *Piersigia*, *Limnochares*, *Arrhenurus*, *Aturus*, *Hjartdalia*, *Feltria*, etc.), le nombre des ventouses externes devient très grand. Celles-ci sont, chez certains genres (par exemple : *Curvipes*, *Neumania*, *Rivobates*, *Forelia*, *Feltria* et *Arrhenurus*), réparties sur des grandes plaques chitineuses, minutieusement décrites par les systématiciens.

Comme je l'ai déjà dit, je reste dans le doute quant aux fonctions des ventouses ; elles remplissent probablement, comme les poils des lèvres génitales, un rôle auxiliaire près des organes sexuels. Je ne puis, actuellement, insister sur ce sujet, ayant épuisé le temps dont je disposais pour l'ensemble de ce travail.

SIG THOR.

Paris, le 18 août 1903.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les ouvrages qui ne m'ont pas été accessibles sont marqués d'un astérisque.

1. Altmann, *Ueber Granula und Intergranularsubstanzen* (Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1896, Heft 5-6, 360-62).
2. Arnold, *Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen*, etc. (Arch. f. mikr. Anat., t. XXX. Bonn, 1887, p. 205).
3. Balbiani (E.-G.), *Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire* (Comptes rend. Acad. sc., t. LXXXIII. Paris, 1876, p. 831).
4. — *Mémoire sur le développement des Aranéidés* (Ann. des Sc. nat. [5], t. VIII, 1873).
5. — *Sur la structure du noyau des cellules salivaires du « Chironomus »* (Zool. Anz., 1881, p. 637).
6. — *Des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides* (Arch. d'Anat. microscop., t. I, 1897).
7. Balfour (F. M.), *Notes on the development of the Araneina* (Quart. Journ. of micr. Sc., t. XX, 1880).
8. Van Bambeke (Ch.), *Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf* (Arch. de biol., t. XV, 1897, p. 23).
9. — *Recherches sur l'oocyte de « Pholcus phalangioides »* (Ibid., t. XV, 1897, p. 511).
10. Barrois (J.), *Sur le développement des Chelifers* (Comptes rend. hebd. Acad., t. XCIX. Paris, 1884).
11. — *Recherches sur le développement des Araignées* (Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1877).
12. Barrois (Ph.), *Matériaux pour servir à l'histoire de la faune des eaux douces*. Lille, 1887.
13. — *Notes hydrachnologiques*, I (Rev. biol. N. France, t. I. Lille, 1889).
14. — *Notes hydrachnologiques*, IV (Ibid., t. IV. Lille, 1893).
15. Barrois (Ph.) et Moniez (R.), *Catalogue des Hydrachnides recueillies dans le Nord de la France*. Lille, 1887.
16. Beddard (F. E.), *On the possible origin of the Malpighian Tubules in the Arthropoda* (Ann. and Mag. of Nat. Hist. [6] t. IV. London, 1889).
17. Benda, *Die Mitochondria-färbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen* (Anat. Anzeig., t. XIX, Erg. heft., 1901, p. 155).
18. Beneden et Neyt (A.), *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégal.* (Bull. Acad. royale, 3e série, t. XIV. Bruxelles, 1879).
19. Berlese (A.), *Acari, Miriap. et Scorp. Ital.* Padova et Firenze, 1882-1902.
20. — *Ordo Prostigmata* (Partie du précéd.). Padova, 1893.
21. — *Acarorum systematis specimen*. Padova, 1884.

22. — *Ricerche sugli organi e sulla funzione della digest. negli Acari* (Rivist. patol. veget , t. V. Firenze, 1897).
23. — *Osservazioni sul fenomeni ninfosi*, etc. (Rivista di patol. veget., t. VIII. Firenze, 1899).
24. — *Gli acarii agrarii* (Ibid., t. VI. Firenze, 1898).
25. — *Circa il mesointestino di alcuni aracnidi* (Ibid., t. VII. Firenze, 1898).
26. — *Vorgänge welche während der Nymphosis vorkommen* (Zool. Anzeiger, t. XXIV, 1901, n° 651).
27. Bernard (H. M.), *An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs* (Zool. Jahrbücher, Abth. f. Anat., t. V, 1892).
28. — *The stigmata of the « Arachnida » as a clue to their ancestry* (Nature, t. XLIX, n° 1255. London, 1893).
29. — *Some observations on the relations of the « Acaridae » to the « Arachnidae »* (Journ. of the Linn. Soc., t. XXIV. London, 1894).
30. Berteaux (L.), *Les poumons des Arachnides* (La Cellule, t. V. Paris, 1892).
31. Bertkau (P.), *Ueber den Bau und die Funktion der sogen. Leber bei der Spinnen* (Arch. f. mikr. Anat., t. XXIII. Bonn, 1883).
32. — *Ueber den Verdaungskanal der Spinnen*, etc. (Arch. f. mikr. Anat., t. XXIV, 1885).
33. — *Berichte über wiss. Leist. im Geb. der Arthropoden; Arachnoidea, System Haller's*, p. 47-48 (Arch. f. Naturg., t. XLVIII, 1882).
34. Blanc (L.), *La tête du « Bombyx » à l'état larvaire* (Laborat. d'état de la soie, 1889-91).
35. Blanc (H.), *Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangidés, spermatogenèse, fécondation, hermaphroditisme* (Bull. Soc. vaud. Sc. nat. [2], t. XVII. Lausanne, 1880, p. 49-78).
36. Bordas, *L'appareil digestif des Orthoptères* (Ann. sc. nat., t. V. Paris, 1898).
37. Brauer (A.), *Beitrag zur Kennt. d. Entwickelungsgesch. des Scorpions* (Zeitschr. wiss. Zool., t. LVI, 1895).
38. Brucker (E.-A.), *Monographie de « Pediculoides » et théorie des pièces buccales des Acariens* (Thèse de Lille, 1900).
39. Burnens, *Leucocytes et leur influence*, etc. (Arch. Sc. nat. phys., t. VIII, Genève, 1899).
40 *a*. Canestrini (Giov.), *Prospetto dell' Acarofauna Ital.* (Atti R. Istit. Venet. Padova, 1885-1897).
40 *b*. — *Abbozzo del Sistema acarologico* (Ibid., 1891).
41. — *Nuovi Acaroídei della N. Guinea* (Termes. Füzetek, t. XX, XXI. Budapest, 1897-98).
42. — et Fanzago, *Intorno agli Acari Ital.* (Atti Ist. Veneto di Scienze, Let. Arti., t. IV, 1877).
43. Claparède (Ed.), *Studien an Acariden* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XVIII, 1868).
44. Claus, *Lehrbuch u. Grundz. der Zoologie*. Marburg, 1880-1884.
45. Conte (A.), *Contribution à l'embryologie des Nématodes* (Thèse, Ann. de l'Univ. de Lyon, 1902).
46. Conte (A.) et Vaney (C.), *Sur les émissions nucléaires obs. chez les Protozoaires* (C. R. Acad. Sc., t. CXXXV, 1902, p. 1365).
47. — — *Sur la structure d. cell. trachéale de l' « Oestre » et l'origine des formations ergastoplasmiques* (C. R. Acad. Sc. Paris, 1903, t. CXXXVI, p. 561).

48. Croneberg (A.), *Ueber den Bau von « Eylaïs »* (Russisch) (Nachr. der Ges. Freunde der Naturw. t. XXIX. Moscou, 1878).
49. — *Ueber den Bau von « Trombidium »* (Bull. Soc. nat. Mosc., 1879).
50. *Ueber die Entwickelungsstadien von « Galeodes »* (Zool. Anzeiger, 1887, t. X).
51. Cuénot (L.), *Le sang chez les Invertébrés* (Arch. de Zool. expér. Paris, 1891).
52. — *Études physiologiques sur les Orthoptères* (Arch. de biol., t. XIV, 1895).
53. — *Études physiologiques sur les Oligochètes* (Arch. de biol., t. XV, 1897).
54. Cuvier, *Règne animal* (nouv. édit. Paris, 1829).
55. V. Daday (E.), *Ueber die feinere Structur der quergestr. Muskelfasern der Ostracoden* (Math. u. natw. Ber. aus Ungarn., t. XII. Budapest, 1894).
56. Dahl (F.), *Das Gehör-u. Geruchsorgan der Spinnen* (Arch. f. mikr. Anat., t. XXIV. Bonn, 1885).
57. Le Dantec (F.), *Digestion intracellulaire chez les Protozoaires* (Thèse de Paris, 1891).
58. Dohrn (A.), *Die « Pantopoden » des Golfes von Neapel* (Fauna u. Flora des G. von Neapel, 3 Monog. Leipzig, 1881).
59. Donnadieu (A.), *Recherches pour servir à l'histoire des Tetranyches.* Lyon et Paris, 1875.
60. — *Essai de classification parallèle d'Acariens, etc.* (Journ. de l'Anat. et de Phys., 1877).
61. Duboscq (O.), *Recherches sur les Chilopodes* (Arch. de Zool. expér., t. VI, 3e série. Paris, 1898).
62. Dugès (A.), *Premier mémoire sur l'ordre des Acariens et deuxième mém.* (Ann. Sc. nat. Zool., 2e série, t. II. Paris, 1834).
63. Demoor (Jean), *Recherches sur la structure du tissu réticulé* (Arch. de biol., t. XIII, 1894).
64. Dufour (L.), *Anatomie générale des Diptères* (Ann. Sc. nat. Zool., 3e série, t. I. Paris, 1844).
65. Dujardin (F.), *Mémoires sur les Acariens* (Ann. Sc. nat. Zool., t. III. Paris, 1845, 4e série).
66. Enderlein (G.), *Respirationsorgan der Gastriden* (Sitzber. k. k. Akad. Wiss., math.-natw., t. CXVIII. Wien, 1899).
67. Faussek (V.), *Unters. ü. die Entwick. der Cephalopoden* (Mittheil. aus d. Zool. Stat. z. Neapel, t. XIV, 1900).
68. — *Studien z. Entw. u. Anat. d. « Phalangiidae »* (Arb. aus. d. Zool. Lab. Univ. St.-Petersburg, 1891, n° 3).
69. Frenzel (J.), *Ueber den Darmkanal der Crustaceen* (Arch. f. mikr. Anat., t. XXV. Bonn, 1885).
70. — *Einiges ü. den Mitteldarm der Insekten sowie ü. Epithelregeneration* (Arch. f. mikr. Anat. t. XXVI. Bonn, 1886).
71. — *Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitot. Kerntheilung* (Arch. f. mikr. Anat. t. XLI. Bonn, 1893).
72*. Fernald (H. E.), *The relationsship of Arthropoda* (Stud. fr. Biol. Lab. Hopk. Univ., 1890, t. IV).
73. Fabricius (J. C.), *Entomologia systematica.* Hafniae, 1793.
74. Flemming (W.), *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.* Leipzig, 1882.
75. Fürstenberg (M. H. F.), *Die Krätzmilben der Menschen unal der Thiere.* Leipzig, 1861.
76. De Geer (C.), *Mém. pour servir à l'hist. des Insectes.* Stockholm, 1778.

77. George (C. F.), *White mites, Notes on a curious Mite, and : Hydrachnids* (Science Gossip. Londres, 1879-1900).
78. Girod (P.) *Anatomie de l' « Atax »* (Bull. Soc. zool. France, t. XIV, 1889).
79 *a*. Graber (V.), *Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten* (Arch. f. mikr. Anat., t. IX. Bonn, 1872).
79 *b*. — *Die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten* (Arch. f. mikr. Anat., t. XX. Bonn, 1882).
80. Haase (E.), *Beiträge z. Kenntniss der fossilen Arachniden* (Zeitschr. deutsch. geol. Ges. t. XLII, 1890).
81. Haeckel (E.), *Systemat. Phylogenie der wirbellosen Thiere*, pars. II. Jena, 1896.
82. Haller (G.), *Die Hydrachniden der Schweitz.* (Mittheil. d. naturf. Ges. in Bern., 1881).
83. — *Zur Kenntniss der Sinnesborsten der Hydrachniden* (Archiv. f. Naturg., t. XLVIII, 1882).
84. — *Die Mundtheile und systematische Stellung der Milben* (Zool. Anzeiger, t. IV, 1881).
85. — *Die Milben als Parasiten der Wirbellosen.* Halle, 1880.
86. — *Beiträge zur Milbenfauna Würtembergs. Sep.*, 1882.
87. — *Ueber Bau vogelbewohn. Sarcopt.* (Zeits. wiss. Zool., 1882, t. XXXVI).
88. Hauser (G.), *Physiol. u. histol. Unters. über d. Geruchsorgan der Insekten* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XXXIV, 1880).
89. Henking (H.), *Beitr. z. Anat., Entw. u. Biologie von « Trombid. fulig. »* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XXXVII, 1882).
90. — *Ueber Insekteneier* (Zeitschr. wiss. Zool., t. LI, LIV, 1891-93).
91. Henneguy (F.), *Nouv. recherches sur la division cellulaire indirecte* (Journ. d. l'Anat. Phys., t. XXVII, 1891).
92. Hermann (F.), *Mémoire aptérologique.* Strasbourg, 1804.
93. Hertwig (O.), *Die Zelle und die Gewebe.* Jena, 1892.
94. Hertwig (R.), *Lehrbuch der Zoologie*, 5e éd. Jena, 1900.
95. V. Heyden (C.), *Versuch e. syst. Eintheilung der Acariden* (Oken's Isis, 1826).
96. Hofer, *Untersuch. über den Bau d. Speicheldrüsen* (Nova Acta K. Leop. Car. Akad. Natf, t. LI, 1886).
97. Huxley, *The Crayfish.* London, 1880.
98. Joseph (G.), *« Cyphophthalmus duricornis », e. neue Arachnidengattung aus der Arthrogasterordnung* (Entomologische Zeitschrift, 1868).
99. Karawaiev (W.), *D. Darmkanal der Larve von Anobium paniceum* (Biol. Centralblatt, 1899).
100. Karpelles (L.), *Zur Anatomie von « Bdella arenaria »* (Verh. k. k. Zool.-bot. Ges., t. XLIII. Wien, 1893).
101. Karsch (F.), *Ueber ein neues Spinnenthier aus der schles. Steinkohle u. die Arachniden, etc.* (Zeitschr. der Deutsch. geol. Ges., t. XXXIV, 1882).
102. V. Kennel (J.), *Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden* (Ber. d. Naturf. Ges. der Univ. Dorpat, t. VI, 1891).
103. — *Lehrbuch der Zoologie.* Stuttgart, 1893.
104. Kingsley (J. S), *The embryology of « Limulus »* (Journ. of Morphol., t. VIII, 1893).
105*. Kishinouye (K.), *On the development of Araneina* (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, t. IV, 1890).
106. Koch (C.-L.), *Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden.* Regensburg, 1835-41.

107. — *Uebersicht des Arachnidensystems.* Nürnberg, 1842.
108. Koch (L.), *Arachniden aus Sibirien und Nov. Zemlja* (K. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1880).
109. Koenike (F.), *Vorläufige Notiz über die Bedeutung der « Steissdrüsen » v. Atax crassipes* (Zool. Anzeiger, IV, 1881).
110. — *Eine Hydr. aus schwach salzhaltigem Wasser* (Abhandl. d. natwiss. Vereins, t. X. Bremen, 1889).
111. — *Zur Entwickelung der Hydrachniden.* (Zool. Anz., 1889, t. XII).
112. — *Seltsame Begattung unter den Hydrachniden.* (Zool. Anz., 1891).
113. — *Zur Syst. d. Gattung « Eylaïs » Latr.* (Abh. aus d. natwiss. Verein. Bremen, 1897, t. XIV).
114. — *Hydrachniden von Madagascar u. Nossi Bé* (Senckenb. Abh., 1898).
115. Korschelt (E.), *Ueber die Entstehung u. Bedeutung versch. Zellenelemente des Insektenovariums* (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, t. XLIV, 1886).
116. — *Ueber e. interess. Vorgang bei der Bildung der Insekteneier* (Zeits. wiss. Zool., t. XLV, 1887).
117. Koschevnikow, *Ueber das Fettkörper und Oenocyten der Honigbiene* (Zool. Anz., 1900, t. XXIII; no. 618).
118. Kowalevsky (A.), *Beitr. z. Kenntn. der Excretionsorgane* (Biol. Centralblatt, 1886, t. VI, 1889, t. IX).
119. — *Beitr. zur. K. d. nachembryonalen Entwickelung der Musciden* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XLV, 1887).
120. — *Sur les org. excréteurs chez les Arthropodes* (Congrès intern. Zool., 2e sess. Moscou, 1892).
121. — *Ueber d. Excretionsorg. Insekten, Spinnen u. Taussendf. (Russ.)* (Abhdl. Neuruss. Ges. Natf., t. XIV. Odessa, 1889).
122*. Kowalewsky (A.) et Schulgen (M.), *Zur Entw. des kauk. Skorpions (Russ.)* (Neuruss. Ges. Naturff. Odessa, 1886, et Biol. Centralblatt, 1886).
123. Kramer (P.), *Beiträge z. Natg. der Hydrachniden* (Archiv. f. Naturgeschichte, 1875, t. XLI).
124. — *Grundzüge zur Systematik der Milben* (Ibid., 1877, t. XLIII).
125. — *Ueber Gamasiden; Segmentirung. d. Milben* (Ibid., 1882, t. XLVIII).
126. — *Zur Entwickelung der Süsswassermilben* (Zool. Anz., 1892).
127. — *Ueber d. versch. Typen d. 6-füss. Larven bei den Süsswassermilben* (Arch. f. Natgesch., 1893, t. LIX).
128. Krendowsky (M.), *Notitser over Hydr. Udvikl., og Sydruslands ferskvandsmidder (Russ.)* (Trav. de la Soc. des nat. l'univ. Charckow, 1876, 1878 et 1884).
129. Lamarck, *Système des animaux sans vertèbres.* Paris, 1801.
130. Launoy (L.), *Contributions à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion* (Thèse, Ann. Sc. nat., 8e série. Paris, 1903).
131. Latreille (P.-A.), *Précis des Caractères génériques des Insectes.* Paris, 1796.
132. — *Histoire naturelle des Crustacés et Insectes.* Paris, 1805.
133 *a*. — *Genera Crustaccorum et Insectorum.* Paris, 1806.
133 *b*. — *Considérations générales*, etc. Paris, 1810.
134. Leach (W.-E.), *Transactions of the Lin. Soc.* London, 1815, t. XI.
135. Lebert (H.), *Ueber den Werth und Bereitung der Chitinskelette* (Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. math. natw. Wien, 1868).
136. — *Hydrachnides du Lac Leman* (Bull. Soc. vaud. Sc. nat., t. XVI. Lausanne, 1879).
137 *a*. Linné (C.), *Fauna suecica; et b. Systema Naturae*, 1758.

138. Leydig, *Anatomisches und histologisches über die Larve v. Corethra* (Zeitschr. wiss. Zool., t. III, 1851).
139. Lohmann (H.), *Die Unterfam. d. Halacaridae* (Inaug. Dissert. Jena, 1888).
140*. Loman (J. C. C.), *Ueber d. morphol. Bedeut. der Malpigh. Gef. der echten Spinnen* (Tijdschr. d. Nederl. Dierk. Vereen, 2e série, 1885-87).
141. — *Altes u. Neues über das Nephridium (Coxaldrüse) der Arachniden* (Bijdr. tot de Dierk. Amsterd., 1888).
142. Mac Leod (J.), *Rech. s. struct., etc., de l'appareil respiratoire des Arachn.* (Arch. de Biol., t. V, 1884).
143. Mayet (V.) *Sur une nouv. fonction des tubes de Malpighi* (Bull. Soc. entom. France. Paris, 1896).
144. Meckel, *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere* (Müllers Archiv, 1846).
145. Mégnin (P.), *Note sur la faculté cert. Acariens de vivre sans nourriture, etc.* (Journ. de l'anat. et de la phys. Paris, t. XII, 1876).
146. — *Mémoire sur l'organisation et distribution des Gamasidés* (Journ. de l'anat. et de la phys., t. XII, 1876).
147. Menge, *Ueber die Lebensweise der Afterspinnen.* Dantzig, 1850.
148. Mertens (H.), *Recherches sur sign. du corps vitellin de « Balbiani »* (Arch. de Biol., t. XIII. Paris, 1893-95).
149. Metschnikoff (E.), *Entwickelung der « Chelifer »* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XXI, 1871).
150*. Metchnikov, *Untersuch. intracell. Verdauung.* (Arb. Zool. Instit. Wien., t. V, 1883).
151. Michael (A. D.), *Observations on the anatomy of « Oribatidae »* (Journ. R. Micr. Soc., 2e série, t. III. London, 1883).
152. — *British Oribatidae*, t. I-II. London, 1883-1887.
153. — *On the variations intern. anatomy, esp. genit. organs Gamasinae* (Transactions Linn. Soc. London, 1892, t. V, 2e série).
154. — *The internal anatomy of « Thyas petrophilus »* (Proceedings of Zool. Soc. London, 1895).
155. — *Observ. int. anatomy of « Uropoda », et Variations* (Journ. R. Micr. Soc. London, 1889 et 1890).
156. — *Internal anatomy of « Bdella »* (Transactions Linnean Soc. London, 1896, 2e série, t. VI).
157. — *British Tyroglyphidae*, t. I. London, 1901.
158. Michaelis, *Die vitale Färbung..e. Darstellungsmethode d. Zellgranula* (Arch. mikr. Anat., t. LV, 1900).
159. Michel (A.), *Sur la composition des nucléoles* (C. R. Soc. biol. [10], t. LIV, 1897).
160. Montgomery, *Compar. cytol. Studies, with espec. regard to the morphology of the nucleolus* (Journ. Morph., t. XV, 1898).
161. Moniez (R.), *Acariens observés en France* (Rev. biol. Nord de la France, t. III. Lille, 1890).
162. — *Note sur une Hydrachnide marine* (Rev. biol. Nord de la France, t. I. Lille, 1888).
163. — *Note sur une « Pontarachna Lacazei » de Banyuls-sur-Mer* (Rev. biol. Nord de la France, t. III. Lille, 1890).
164. Mouret (J.), *Contribut. à l'étude des cellules glandulaires* (Journ. Anat. et Phys., t. XXXI, 1895, p. 220).
165. Müller (J.), *De glandularum secernentium structura penitiori*, 1830.
166. — *Ueber d. Entwick. Eier im Eierstock, etc.* (Acta Ac. Leop., t. XII, 1825).

167. Müller (O.-F.), *Zoologiae danicae prodromus*. Hafniae, 1776.
168. — *Hydrachnae quas in aquis Daniae detexit, descripsit et tabulis XI incis. etc.* Lipziae, 1781.
169. Pocock (R.-J.), « *Liphistius* » *and its bearing, etc.* (Ann. Mag. Nat. Hist., 6e série, t. X, 1892).
170. Murray (A.), *Économie Entomology, Aptera* (Southampt. Handbooks. London, 1876).
171. Nalepa (A.), *Die Anatomie der Tyroglyphen*, t. I-II (Sitzunsber. k. Akad. Wiss., math. nat., t. XC-XCII. Wien, 1884-85).
172. — *Die Anatomie der Phytopten* (Ibid., t. LCVI. Wien, 1887).
173*. Nathan Banks, *Some new American Acarina* (Fr. Amer. Ent. Soc., vol. 21, 1894).
174 *a*. Neuman (C. J.), *Vestergötlands Hydrachnider*. Stockholm, 1870.
174 *b*. — *Gotlands ochlands spinnor och vattenqualster* (Ofvers. Kgl. sv. Vet. Ak. Förhandl., 1873).
175. — *Om Sveriges Hydrachnider* (Kgl. sv. Vet. Ak. Handl, t. XVII, 1880).
176. Neumann (G.), *Revision de la famille des Ixodidés* (Mém. Soc. zool. de France, t. IX-XIII, 1896-1901).
177. Nicolas (A.), *Le noyau cell. dans la glande mucipare du Péripate* (Rev. biol. Nord de la France, t. III. Lille, 1890).
178. — *Contrib. à l'étude des cell. glandulaires* (Arch. Physiol. norm. et path., 5e série, t. XXIV, 1892).
179. Nicolet, *Hist. naturelle des environs Paris* (Arch. du Mus., t. VII, 1854).
180. Nussbaum (M.), *Ueber den Bau u. die Thätigkeit der Drüsen, Fermentbild.* (Arch. mikr. Anat., t. XIII, XV, XVI, XXI, 1877-83).
181. Nordenskiöld (E.), *Beitr. z. Morphologie u. Systematik Hydrachniden* (Dissertatio. Helsingf, 1898).
182. — *Beitr. zur Kenntnis der Anatomie von « Norneria gigas »* (Act. Soc. Sc. Fenn, t. XXVI, 1899).
183. Ogata (M.), *Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion* (Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., 1883).
184*. Oudemans (A. C.), *Die gegens, Verwandtsch., Abstammung u. Klassificat. der sogen. Arthrop.* (Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., 2e série, 1885).
185 *a*. — *Notes on Acari* (Tijdschr. voor Entomol, t. XXXVIII-XLV, 1895-1903).
185 *b*. — *Drei neue Acari von Ins. Juist* (Abh. Nat. Ver., t. XVII. Bremen, 1901).
186. Obst (P.). *Ue. Verhalten d. Nucleolen* (Zeit. wiss. Zool., t. LXVI, 1899).
187. Pagenstecher (H. A.), *Beiträge zur Anatomie der Milben*, t. I-II. Leipzig, 1860-1861.
188. Perrier (Éd.), *Traité de zoologie*, t. I-V. Paris, 1891-1902.
189. Pettit (A.), *Sur les enveloppes des centres nerveux* (Bullet. du Mus. d'Hist. nat., 1903).
190. Pettit (A.) et Girard (J.), *Processus sécrétoires dans les cell. de revêtement plex. choroïdes, etc., consécutifs à l'administration de muscarine et d'éther* (C. R. Soc. biol., 27 juillet 1901).
191. — *Sur la fonction sécrétoire et la morphologie... du syst. nerv. central* (Arch. d'Anat. microsc., t. V. Paris, 1902).
192 *a*. Plateau (F.), *Rech. sur struct. l'app. digestif et sur phénom. digest. chez les Arachnides dipneumones* (Bull. de l'Acad. roy. Belgique, 2e série, t. XLIV. Bruxelles, 1877).
192 *b*. — *Note sur les phénom. digest. et sur la struct. de l'app. digestif chez les Phalangidés* (Ibid., 2e série, t. XLII, 1876).

193. Pflüger, *Die Speicheldrüsen* (« *Stricker's* » Handbuch, t. II, 1871).
194. Platner (G.), *Ueber die Entstehung des Nebenkerns u. seine Beziehung zur Kerntheilung* (Arch. mikr. Anat., t. XXVI, 1886).
195. Pizon (A.), *Contrib. à l'étude du rôle du nucléole* (C. R. Acad. Sc., t. CXXVII. Paris, 1898).
196. Piersig (R.), *Beiträge zur Hydrachnidenkunde* (Zool. Anz., t. XVI. Leipzig, 1893).
197 *a*. — *Beitr. z. Kenntn. der in Sachsen einheim. Hydrachnidenformen.* (Dissert. Leipz., 1896; Berichte der Nat. forscher Ges. Leipz., 1896).
197 *b*. — *Deutschlands Hydrachniden* (Chun et Leuckart, Zoologica. Leipzig, 1897-1900).
198. — u. Lohmann (H.), *Hydrachnidae und Halacaridae* (Das Tierreich, t. XIII. Berlin, 1901).
199. Protz (Alb.), *Beitr. Kennt. Wassermilben* (Zoolog. Anzeiger, 1899).
200. Pollock (H.), *The anatomy of « Hydrachna inermis »* (Dissertatio. Leipzig, 1898).
201. Prenant (A.), *Sur le protoplasma supérieur, étude critique* (Journ. Anat. Phys., t. XXXIV-XXXV, 1899).
202. — *Notes cytologiques, cell. trachéales des œstres* (Arch. d'Anat. micr., t. III, 1900).
203. Rabl (H.), *Ueber das Vorkommen von Nebenkernen*, etc. (Arch. f. mikr. Anat., t. XLV, 1895).
204. Ranvier, *Le mécanisme de la sécrétion* (Journ. de microg., 1886-1888).
205. Ray Lankestre (E.), *Limulus an Arachnid?* (Quart. Journ. Micr. Sc., 2e série, t. XXI, 1881).
206 *a*. Regaud (C.), *Sur les variations de chromaticité des noyaux*, etc. (C. R. Soc. biol., 1902).
206 *b*. — et Policard (A.), *Phénomènes sécrétoires; formations ergastoplasmiques, etc., chez le Hérisson* (C. R. Soc. biol., 1900).
207 *a*. Vom Rath (O.), *Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XLVI, 1888).
207 *b*. — *Ueber die Nervenendigungen*, etc. (Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg *in B.*, t. IX, 1894).
208. — *Zum feineren Bau der Drüsenzellen v. Anilocra* (Zeit. wiss. Zool., t. LX, 1895).
209. Rathke, *Zur Entwickelungsgesch. der Maulwurfsgrille* (Müller's Archiv, 1844).
210. Retzius (G.), *Biolog. Untersuch.* N. F. I-IV. Stockholm, 1890-92.
211. Renaut, *Traité d'histologie*. Paris, 1895-99.
212. Robin (Ch.), *Mémoire zool. et anat. Sarcoptides* (Bull. Soc. nat. de Moscou, 1860).
213. Rössler, *Beitr. zur Anatomie der Phalangiden* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XXXVI, 1882).
214. Sabatier, *Sur le noyau vitellin des Aranéides* (C. R. de l'Acad. Sc., t. XCVII, 1883).
215. Sarasin, *Direkte Communication des Blutes mit dem umgebenden Medium.* (Arb. zool. Instit. Würzburg, t. VIII, 1888).
216 *a*. V. Schaub (R.), *Ueber die Anatomie von « Hydrodroma »* (Sitz. ber. k. Akad. Wiss., t. XCVII. Wien, 1888).
216 *b*. — *Ueber marine Hydr.*, etc. (Sitzungsber. k. Akad. Wiss., t. XCVIII. Wien, 1889).
217. Scheuten, *Classific.*, *Einiges über Milben.*, etc. (Arch. f. Natg., 1857).

218. Schiefferdecker, *Zur Kenntniss des Buues der Schleimdrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., t. XXIII, 1884).
219. Schimkewitsch (W.), *Étude sur l'anatomie de l' « Epeira »* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XVII, 1884).
220 *a*. — *Les Arachnides et leurs affinités* (Arch. de biol. slaves, t. I, 1886).
220 *b*. — *Études sur le développement des Araignées* (Arch. de biol., t. VI, 1885).
221. Schindler (E.), *Beitr. z. Kenntn. der Malpigh. Gefässe der Insekten* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XXX, 1878).
222. Schmidt (C.), *Die Kernveränderungen der Secretionszellen* (Dissert. Breslau, 1882).
223. Schneider (K.-C.), *Lehrbuch der vergleichenden Histologie*. Jena, 1902.
224. Sinéty (Rob.), *Les tubes de Malpighi chez les Phasmes* (Bull. Soc. entom. France, 1900).
225. — *Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes* (Thèse de Lierre, 1901).
226. Sig Thor (T. S. T.), *Bidrag til kundskaben om Norges hydrachnider*, I (Arch. f. Math. o. Naturv., t. XIX. Kristiania, 1897).
227. — *Une intéressante Hydr. nouvelle de Venezuela* (Bull. Mus. d'Hist. nat. Paris, 1897, n° 1).
228. — *Andet bidrag til kundskaben om Norges hydr*. II (Arch. f. Math. o. Natv., t. XX. Krakau, 1897).
229. — *En ny hydrachnide-slegt fra Syd-Afrika* (Chra. Vidensk. Selsk. Forh. for. 1898, n° 1).
230. — *Capobates Sarsi* (Arch. f. Math. og Naturv., t. XX. Krakau, 1898).
231. — « *Huitfeldtia* », *en ny hydrachnide-slegt fra Söndfjord, Norge* (Ibid., t. XX. Krakau, 1898).
232. — *Nye hydrachnideformer, fundne i Norge sommeren*, 1898 (Ibid., t. XX. Krakau, 1898).
233. — « *Ljania* », *en ny hydrachnide-slegt fra omegnen af Kristiania* (Ibid., t. XX. Krakau, 1898).
234. — *Tredie bidrag til kundskaben om Norges hydrachnider*, III (Ibid., t. XXI. Krakau, 1899).
235. — *En ny hydrachnide-slegt og andre nye arter, fundne i Norge sommeren*, 1899 (Kom. hos *O. Norli*. Kristiania, 1899).
236. — *Prodromus Systematis Hydrachnidarum* (Nyt Mag. for Natv., t. XXXVIII, H. 3. Krakau, 1900).
237. — *Hydrachnologische Notizen I-III* (Ibid., t. XXXVIII, 1900).
238. — *Hydrachnolog. Notizen IV-VIII* (Ibid., t. XX XVIII, h. 4, Kra, 1900).
239. — *Fjerde bidrag til kundskaben om Norges hydr.*, IV (Arch. f. Math. og Naturv., t. XXIII. Krakau, 1901).
240. — *Milben als Ameisenfeinde* (Nyt Mag. f. Natv., t. XXXVII. Krakau, 1901).
241. — *Zwei neue Hydr.-Gattungen u. 4 neue Arten aus Norwegen* (Zool. Anzeiger, t. XXIV, nos 657-58, 1901).
242. — *Förste undersögelse af Norges « Trombidiidae »* (Chra. Vidensk. Selsk. Forh., 1900, n° 2).
243. — *Förste undersögelse af Norges « Rhyncholophidae »* (Chra Vidensk. Selsk. Forh., 1900, n° 3).
244. — *Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen Hydr.-Formen* (Zool. Anz., t. XXV, n° 672, 1902).
245. — *Zur Systematik d. Acarinenfam. « Bdellidae », « Eupodidae » und « Cunaxidae »* (Verhandl. der k. k. zool. bot. Ges. Wien, 1902).

246. — *Zwei neue Formen aus der alten Neumanschen Typensammlung* (Nyt Mag. f. Natv., t. XLI. Krakau, 1903).
247. — *Bemerkungen zur neueren Hydr.-Nomenclatur* (Ibid., t. XLI. Krakau, 1903).
248. — *Eine acarinolog. Reise nach Schwarzbach* (Ibid., t. XLI. Krakau, 1903).
249. — *Untersuchungen ü. die Haut versch. dickhäutiger Acarina* (Arbeiten aus dem zool. Instit. zu Wien, t. XIV, 1902).
250. — *South African Hydrachnids, I* (Annals of the South African Museum, t. II, part 11, 1902).
251. — *Zwei neue* Sperchon-*Arten und e. n.* Aturus-*Art aus der Schweitz* (Zool. Anzeiger, t. XXVI, nº 690, 1903).
252. Sirodot, *Recherches sur les sécrétions chez les Insectes* (Ann. Sc. nat. Zool., t. X, 1858).
253. Soar (Ch. D.), *British Freshwater Mites* (Annual of Microscopy, 1899-1900).
254. — *Some Notes on Hydrachnidae* (Journ. of Qveckett Micr. Club [2e sér.], t. VI, 1897).
255. — *Note on the Occurrence of Larval Water-Mites on various aquatic Animals* (Ibid. [2e sér.], t. VIII, 1901).
255. Solger (B.), *Zur Kenntniss der secernirendem Zellen der gland. submax.* (Anat. Anz., t. IX, 1894).
256. Stecker (A.), *Anatom. u. Histologisches über « Gibocellum », e. neue Arachnide* (Arch. f. Natg., t. XLII, 1876).
257. Steinhaus, *Ueber parasitäre Einschlüsse in den Pankreaszellen, etc.* (Beitr. zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol., Ziegler, 1890, VII).
258. Steinmann u. Döderlein, *Elemente der Paläontologie.* Leipzig, 1890.
259. Strubell (A.), *Zur Entwickelungsgeschichte der Pedipalpen* (Zool. Anz., t. XV, 1892).
260. Sturany (R.), *Die Coxaldrüsen der Arachniden* (Arb. Zool. Inst. zu Wien, t. IX, 1891).
261. Sundewall, *Conspectus Arachnidarum.* Lund, 1833.
262. Supino (F.), *Nuovi « Ixod. » della Birmania* (Atti Soc. Ven.-Trent. Padova, 2e sér., t. III, 1897).
263. — *Considerazione sulla sistematica degli Ixodes* (Ibid., 2e sér., t. III, 1897).
264. Trägaardh (I.), *Beitr. zur Fauna der Bären-Insel* (Bihang k. sv. Vet. Ak. Handl., t. XXVI, iv. Stockholm, 1900).
265. — *Zur Kenntn. der litoralen Arten der Gattung « Bdella »* (Ibid., t. XXVII, iv. Stockholm, 1902).
266. — *Beitr. zur Kenntniss. der schwed. Acaridenfauna* (Ibid., t. XXVIII, iv. Stockholm, 1902).
267. Trouessart (E.), *Revision des Acariens des régions arctiques* (Mém. de la Soc. Sc. nat. math. Cherbourg, t. XXIX, 1894).
268. — *Endoparasitisme accidentel chez l'homme* (Arch. de Parasitologie, t. V. Paris, 1902).
269. — *Considérations générales sur la classification des Acariens et essai d'une nouv. classific.* (Rev. Sc. nat. de l'Ouest, 1892).
270. — *Existence de la parthénogenèse chez le « Gamasus auris »* (C. R. Soc. biol., 1902).
271. Thon (K.), *Monographie der böhmischen Hydryphantes-Arten* (Bull. int. de l'Acad. des Sc. de Bohême, 1899).
272. — *Hydrachnologische Durchforschung von Böhmen* (Ibid., 1900).

273. — *Ueber Die Couplations-organe der Hydr.-Gattung « Arrhenurus »* (Verhandl. der deutschen Zoolog. Ges., 1900, p. 108-129).
274. — *Ueber die in Montenegro gesammelten Hydr.* (Sitzungsber. k. böhm. Ges. der Wiss. Prag., 1903).
275*.
276. Vaney (C.), *Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères* (Thèse. Ann. de l'Univ. de Lyon, t. IX, 1902).
277. Verson, *Beitrag zur Œnocytenliteratur* (Zoolog. Anz., t. XXIII, 1900).
278. Viallanes, *Recherches sur l'histoire des Insectes, etc.* (Ann. Sc. nat. Zool., 5e sér., t. XIV, 1882).
279. Vigier (P.), *Note sur le rôle du nucléole dans la sécrétion* (C. R. Soc. biol., t. LII, 1900).
280. — *Les pyrénosomes dans les cellules de la glande dig. de l'Écrevisse* (C. R. Ass. anat. IIIe Congr. Lyon, 1901).
281. Vignon (P.), *Recherches de cytologie gén. épithél.* (Arch. de Zool. exp., 1901).
282. Van Vleet (A.), *On the Mouth-parts and respirat. Organs of « Limnochares »* (Dissertatio. Leipzig, 1897).
283. Wagner (J.), *Die Embryonalentw. von Ixodes calcaratus* (Arb. zool. Lab. Saint-Pétersbourg, 1894, n° 5).
284. — *Beiträge z. Phylogenie der Arachniden* (Jenaische Zeitschr. Naturw., t. XXIX, 1895).
285. Weissenborn (B.), *Beiträge z. Phylogenie der Arachniden* (Zeitschr. f. Nat., N. I, 13, t. XX, 1887).
286. Weismann, *Die nachembryonale Entwickelung der Musciden etc.* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XIV, 1864).
287. Wertheimer et Laguesse, *Sur l'indép. du grain de zymogène et du ferment diastasique* (C. R. Soc. biol., n° 17, 1901).
288. Winkler (W.), *Anatomie der Gamasiden* (Arb. a. d. zool. Inst. Wien, t. VII, 1888).
289. Wielowiejski (H.), *Ueber das Blutgewebe der Insekten* (Zeitschr. wiss. Zool., t. XLVIII, 1886).
290. Wollcott (R.-H.), *New Genera and Species of North Am. Hydrachnids* (Studies from the zoological Laboratory, 1900).
291. — *Descript. of a new genus, etc., with observations on the classification of the group* (Ibid., may 1901).
292. Zenker (W.), *Untersuchungen über Pycnogoniden* (Arch. f. Anat. Phys., etc., 1852).
293. Zittel (K. A.), *Handbuch der Paläontologie*, Abth. I, t. II. München et Leipzig, 1885.
294. Zimmermann (K. W.), *Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen* (Arch. mikr. Anat., t. LII, 1898).
295. Zograff (N.), *Materialien z. Kenntn. der Embryonalentwick. v. « Geophilus », etc.* (*Russ.*) (Nachr. k. Ges. Freunde Naturw., t. XLIII, 1883).
296. — *Note sur l'origine et les parentés des Arthropodes, etc.* (Congrès internat. de zoologie, 2e sess. Moscou, 1892).
297. Östergren (H.), *Aether als Betäubungsmittel für Wasserthiere* (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie und mikr. Technik, t. XIX, 1902).

EXPLICATION DES FIGURES

LÉGENDE COMMUNE A TOUTES LES FIGURES

an, anus (= ouverture de l'organe excréteur).
an. pl, anneau chitineux autour de la base d'un poil.
anx, annexe.
ap. spin, appareil épineux.
arr, en arrière.
av, en avant.
b. b, bordure en brosse.
cal, calotte.
can, canal.
can. centr, canal central.
can. gl, canal d'une glande.
can. int, canal intracellulaire.
can. com, canal commun.
ce, cellule.
ce. centr, cellule centrale.
ce. dig, cellule digestive.
ce. gl, cellule glandulaire.
ce. mû, cellule mûre.
ce. œs, cellule œsophagienne.
ce. par, cellule pariétale.
ce. po, cellules des pores.
cha. spi, chambre épineuse.
chi, chitine.
com, commencement.
corp, corpuscule.
cr, cristal.
cré, crête (*crista*).
cp. lo, coupe longitudinale.
cp. tr, coupe transversale.
cyt, cytoplasma.
cyt. gr, cytoplasma granuleux.
ekt, ectostracum.
epi, épiostracum.
epim, épimère.
ex, externe.
fe, fente.
fib, fibrille.
fibr. str, fibrillostracum.
fimbr. ve, ventouse multifide.
gén, génital.
gg, ganglion.
gg. ne, ganglion nerveux central.
gg. ro, ganglion rostral.
gl, glande.
gl. 1, glande tubulaire salivaire.
gl. 2, glande réniforme.
gl. 3, glande dorsale antérieure.
gl. 4, glande dorsale postérieure.
gl. 5, glande œsophagienne postérieure.
gl. 6, glande œsophagienne antérieure.
gl. 7, glande trachéenne.
gl. anx, glande annexe.
gl. cu, glande cutanée.
gl. ma. p, glandula maior posterior.
gl. membr, glande membranoïde.
gl. ro, glande rostrale.
gl. sal, glande salivaire.
gl. trach, glande trachéenne.
glob, globule.
gou, goutte.
gr, grain, granule.
gr. mand, griffe de la mandibule.
gr, pa, griffe d'une patte.
hyp, hypoderme.
hypo, hypostracum.
int, intima.
kar, caryokinèse.
lab, lèvre.
lab. gen, lèvre génitale.
leuc, leucocyte.
lum, lumière.
m, membrane.
m. a, membrane auditive.
m. ce, membrane cellulaire.
m. b, membrane basilaire.
mand, mandibule.

musc, muscle.
musc. do. ve, muscle dorso-ventral.
musc. ro, muscle rostral.
n, noyau.
ne, nerf.
ne. œil, nerf optique.
nucl, nucléole.
œ, œuf.
œil, œil.
œn, œnocyte.
œs, œsophage.
org. centr, organe central.
org. ex, organe excréteur.
ov, ovaire.
p, peau.
pa, tubérosité de la peau.
par, paroi.
par. can, paroi d'un canal.
pat, patte.
pén, pénis.
ph, pharynx.
p. int, partie intermédiaire.
pl. aud, poil auditif.
pl. gén, poil génital.
pli, repli.
pl. tact, poil tactile.
po, pore.
po. gl, pore d'une glande.
pou, poutrelles formant les trabécules de la peau.
p. ro, peau du rostre.
prol. valv, prolongement des valvules œsophagiennes.
p. sigm, pièce sigmoïde.
p. term, partie terminale.
ram, ramification.
ram. tr, ramification du tronc trachéen.
rec. sem, receptaculum seminis.
ret, réseau.
ro, rostre.
sal, salivaire.
sécr, sécrétion.
sécr. gr, sécrétion granuleuse.
spe, spermatozoïdes.
sup, support chitineux.
te, testicule.
te. spe, testicule avec des spermatozoïdes.
tect, tectostracum.
tra, trachée.
tr. stigm, extrémité d'un tronc trachéen pourvue de stigmates.
tr. tr, tronc trachéen.
tu. pr, tunique propre.
tub. chit, tube chitineux.
va, oviducte.
vac, vacuole.
valv. œs, valvule œsophagienne.
v. d, canal déférent.
ve, ventouse.
vtr, ventricule.

PLANCHE I

Microphotographies.

Fig. 1. *Hydrachna globosa*, De Geer, ♂. — Coupe sagittale, passant à côté du plan médian. On voit spécialement ici une petite partie latérale du rostre, une partie de l'organe génital, avec la chitine du pénis, des glandes, des poils, etc., sept des diverses parties du ventricule, un grand nombre de grappes testiculaires, une glande salivaire (n° 2), une glande cutanée, de la peau, des muscles. — Agrandissement : environ 30 ×. Fix. : Sublimé en solution aqueuse saturée. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 2. *Thyas dentata*, Sig Thor, ♀. — Coupe sagittale passant à côté du plan médian. On voit spécialement une partie de l'ovaire, avec des œufs à plusieurs stades, une partie du ventricule, de l'organe excréteur, des muscles et de la peau, avec des ventouses et quelques plaques chitineuses. — Agrandissement : environ 60 ×. Fix. : 9/10 alcool 80° + 1/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 3 *Arrhenurus pustulator*, Müller, ♂. — Coupe frontale faite dans la

région des glandes transformées. On aperçoit la peau, une glande cutanée ordinaire, une glande transformée du second type et une grande glande transformée du troisième, une glande salivaire, des testicules, une partie du ventricule, des muscles, et quelques parties des pattes. Agrandissement : environ 50 ×. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine, fuchsine acide et orange G.

PLANCHE II

Microphotographies.

Fig. 4. — *Smaris expalpis*, Hermann, ♀. — Coupe sagittale intéressant la partie antérieure du corps, avec le rostre. On voit ici les canaux de sécrétion et les muscles contenus dans le rostre, deux glandes salivaires, une partie du ventricule, des muscles, de la peau. Agrandissement : environ 100 ×. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 5. — *Smaris expalpis*, Hermann, ♀. — Coupe superficielle de la peau, avec les supports des poils, etc. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.) et orange G.

Fig. 6. — *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Coupe sagittale, très voisine du plan médian. On aperçoit des cellules digestives et des globules dans le ventricule, les glandes salivaires n°s 2, 4 et 5, une petite partie de la région postérieure d'une mandibule, le ganglion nerveux et une partie de l'ovaire avec des œufs, l'oviduct et le receptaculum seminis, et, extérieurement, de la peau et des poils. Agrandissement : environ 60 ×. Fix. : alcool 65°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 7. — *Sperchon brevirostris*, Koenike, ♀. — Coupe sagittale, traversant les trois ventouses situées d'un même côté de l'aire génitale ; la plus grande partie de l'intérieur est occupée par l'ovaire, avec de grands œufs ; cette partie est traversée par un muscle, et entourée par les diverticules du ventricule. Dans la région frontale, il existe des parties de glandes salivaires. Agrandissement : environ 40 ×. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuschine acide et orange G.

Fig. 8. — *Tarsotomus Hercules*, Berlese. — Coupe frontale oblique ; on y voit, sous forme de masses noires : des muscles, une partie du ventricule (à gauche), et quelques gros œufs qui entourent une glande muqueuse annexe. Agrandissement : environ 30 ×. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

PLANCHE III

Microphotographies.

Fig. 9. *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Coupe sagittale voisine du plan médian. On y voit : à droite : l'ovaire et une partie du ventricule avec son contenu ; à gauche : des muscles, un tronc trachéen, une mandibule, le ganglion nerveux, et un nerf rostral qui envoie de fines ramifications aux muscles de l'œsophage ; celui-ci se voit au côté ventral du rostre. Le nerf rostral forme deux petits ganglions. Agrandissement : environ 70 ×. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.) + éosine.

Fig. 10. *Erythræus regalis*, Koch. — Coupe sagittale voisine du plan médian. On y voit, dorsalement : de petites parties du ventricule et de l'organe excréteur, la saillie frontale avec une partie de la glande trachéenne (n° 7), un tronc trachéen, le ganglion nerveux, une glande n° 5, le rostre, et enfin les organes génitaux mâles (testicules, glandes annexes, et le support du pénis). — Agrandissement : environ 60 ×. Fix. : alcool 60°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 11. *Rhyncholophus norvegicus*, Sig Thor, ♀. — Coupe sagittale, presque médiane ; on y voit le rostre, avec plusieurs muscles et une mandibule, le grand ganglion nerveux, les diverticules du ventricule, l'organe excréteur presque jusqu'à l'anus, des organes génitaux (glande annexe), des œufs, des muscles dorso-ventraux ; dans plusieurs endroits, la peau est séparée des parties sous-jacentes. — Agrandissement : environ 50 ×. Fix. : alcool 65°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 12. *Smaris expalpis*, Hermann, jeune ♀. — Coupe sagittale médiane. On y voit le rostre invaginé, le grand ganglion nerveux traversé par l'œsophage, une partie du ventricule et de l'ovaire, avec de petits œufs, et, enfin, la peau. — Agrand. : environ 40 ×. Fix. : alcool 60°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

PLANCHE IV

Fig. 13. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — Le tronc trachéen et stigmatique, la saillie frontale avec des poils tactiles et un poil auditif, des leucocytes, des parties de la glande trachéenne (n° 7) et la peau (l'épiostracum et l'ectostracum réunis, l'hypoderme et la membrane basilaire séparés) dessiné avec la chambre claire de Leitz. Oc. 2, obj. 3. Fix. : alcool 70°.

Fig. 14. *Rhyncholophus vertex*, Kramer, ♀. — La peau (ectostracum, épiostracum, hypoderme), la membrane basilaire, des œufs jeunes, et trois cellules digestives, une petite cellule de remplacement et deux grandes cellules mûres vidant leur contenu composé de gouttes et de granules. Leitz, oc. 2, obj. imm. (huile) 1/16. Fix. : alcool 70°.

Fig. 15. *Hydrachna globosa*, De Geer, ♀. — La peau (ectostracum, épiostracum, hypoderme), des leucocytes, cinq cellules provenant de la division d'un œnocyte, une glande cutanée avec son orifice et son anneau chitineux. Leitz, oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 80° + 1/10 acide acétique.

Fig. 16. *Eulaïs foraminipons*, Sig Thor, ♂. — La peau et deux « birnförmige Sinnesorgane » de Haller (*ce. cut.*). Leitz, oc. 2, obj. imm. 1/16.

Fig. 17. *Hygrobates longipalpis*, Hermann, ♂. — La peau avec des pores fins. Outre les grandes cellules hypodermiques, on peut distinguer quatre couches chitineuses. Leitz, oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : Perenyi.

Fig. 18. *Sperchon brevirostris*, Koenike, ♂. — La peau et sept grands leucocytes. On voit la membrane basilaire, l'hypoderme et quatre couches chitineuses. Leitz, oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique.

Fig. 19. *Euthyas* (*Bradybates*) *longirostris*, Piersig, ♀. — La peau et huit leucocytes ; la chitine et des rudiments de l'hypoderme sont seuls conservés ; cette figure a pour but de montrer les grands pores ou chambres ménagées dans la chitine. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : Gilson, dix-huit heures.

Fig. 20. *Smaris expalpis*, Hermann, ♂. — La peau, l'hypoderme et quatre couches différentes, des pores, trois poils et leurs supports. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°.

Fig. 21. *Smaris expalpis* (Hermann). — La peau d'un vieil exemplaire, où le « fibrillostracum » est très développé, les autres couches plus minces. Même agrandissement et fixation.

PLANCHE V

Fig. 22. *Thyas dentata*, Sig Thor, ♀. — Coupe sagittale, médiane : rostre et parties voisines; à gauche : le commencement de l'organe excréteur et du ventricule, une série de petits œufs et trois autres beaucoup plus gros; au centre : une glande salivaire (n° 2), la glande trachéenne (n° 7) et l'œsophage, qui traverse le ganglion nerveux et forme des valvules dans le ventricule; à droite : la continuation de l'œsophage dans le pharynx, sur lequel sont fixés des muscles; encore ici une mandibule traversée par le tronc trachéen et sa « pièce sigmoïde ». Oc. 2, obj. 3. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique.

Fig. 23. *Limnesia maculata*, Müller, ♂. — Même région que dans la figure 22, mais sans le ventricule et l'organe excréteur, etc. Oc. 2, obj. 5. Fix.: 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique.

Fig. 24. — *Thyas dentata*, Sig Thor, ♀. — L'œsophage, les valvules œsophagiennes et le ganglion sus-œsophagien. Oc. 2, obj. 5. Fix. 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique.

Fig. 25. *Limnesia maculata*, Müller, ♂. — Entrée de l'œsophage (valvules œsophagiennes et leur prolongement) et cellules digestives dans la partie antérieure du ventricule. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique.

Fig. 26. *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Valvules œsophagiennes et quelques cellules digestives. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°.

Fig. 34. *Arrhenurus pustulator*, Müller, ♂. — Cellules d'une glande cutanée du troisième type. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine et orange G.

Fig. 35. *Limnesia maculata*, Müller, ♀. — Une glande cutanée, comme il s'en présente d'ordinaire dans cette espèce, avec des tubes chitineux. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.) + orange G.

PLANCHE VI

Fig. 27. *Thyas dentata*, Sig Thor, ♀. — Cellules digestives de la région frontale du ventricule. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : subl. en sol. aqu. sat. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 28. — *Eulaïs foraminipons*, Sig Thor. — Cellules digestives d'un diverticule postérieur du ventricule. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 8/10 alcool 80° + 2/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 29. *Hydrachna globosa*, De Geer, ♂. — Cellules digestives, œufs et leucocytes, dans la partie postérieure du corps. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : subl. en sol. alc. satur. acide acétique. Color. : hématoxyline (D.) + fuchsine acide.

Fig. 30. *Hydrachna globosa*, De Geer, ♀. — Cellules digestives de la partie antérieure du ventricule. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 80°

+ 1/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange, avec une forte différenciation.

Fig. 31. *Curvipes fuscatus*, Hermann, ♀. — Cellules digestives, cellules de l'organe excréteur et cellules de l'organe central, dans la région centrale du corps. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 60° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 32. *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Cellules digestives dans la région centrale du corps. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 65°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 33. *Smaris expalpis*, Hermann, ♀. — Cellules digestives dans la région centrale du corps. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 34 (Voy. pl. V).

Fig. 35 (Voy. pl. V).

Fig. 36 (dans le texte). *Rhyncholophus vertex*, Kramer, ♀. — Schéma de la disposition des cinq paires de glandes salivaires arrondies. Coupe sagittale, presque médiane, mais oblique.

Fig. 37 (dans le texte). *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Schéma de la disposition de quelques glandes salivaires sur des coupes transversales.

Fig. 37 *a*. — Les glandes n°s 1, 3, 4 et 5.

Fig. 37 *b*. — Les glandes n°s 1 et 2.

Fig. 38 (dans le texte). *Erythræus regalis*, Koch, ♀. — Schéma de la course de la glande tubulaire (n° 1), vue par transparence. Les glandes n°s 3, 4 et 5 sont aussi représentées.

PLANCHE VII

Fig. 39. *Hydrachna globosa*, De Geer. — Une petite partie (2 cellules) de la glande tubulaire avec de grands noyaux plurinucléolés; le canal présente distinctement une « bordure en brosse ». Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 80° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.) et éosine.

Fig. 40. *Erythræus regalis*, Koch. — Glande tubulaire et cellules digestives de la région centrale du corps. La coupe (sagittale) est épaisse et fortement colorée ; on ne voit qu'avec peine les noyaux de la glande et ses canaux intracellulaires. Les cellules digestives contiennent un grand nombre de granulations brun noirâtres. Oc. 2, obj. imm. 1/16 (réduit à 1/2). Fix. : alcool 70°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 41. *Lebertia brevipora*, Sig Thor. — Trois parties différentes de la glande tubulaire (n° 1), une partie avec élargissements digitiformes, une partie intermédiaire et la partie terminale, plus compacte; Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 8/10 alcool 70° + 2/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 42. *Hygrobates longipalpis*, Hermann. — La glande réniforme (n° 2) et la glande dorsale postérieure (n° 4) avec leurs canaux d'excrétion, coupe sagittale. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : Perenyi. Color. : hématoxyline (D.) et fuchsine acide.

Fig. 43. *Sperchon brevirostris*, Kœnike. — Une petite partie de la glande n° 2, séparée de la glande n° 4 par des muscles, les glandes n°s 3 et 5, et la partie finale, tubulaire, du n° 1. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique : Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 44. *Hydrachna globosa*, De Geer. — Les glandes n°s 2 et 5, avec leurs canaux d'excrétion. Oc. 2, obj. 5. Fix. : 9/10 alcool 80° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 45. *Erythræus regalis*, Koch. — Les glandes n°s 3 et 4 avec leurs canaux d'excrétion et des canaux intracellulaires. Oc. 2, obj. 5. Fix.: alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 46. *Rhyncholophus norvegicus*, Sig Thor. — Les glandes n°s 3 et 4 avec leurs canaux d'excrétion. Oc. 2, obj. 5. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.) et éosine alcoolisée.

Fig. 47. *Curvipes Bruzelii*, Sig Thor. — Les glandes n°s 2, 3 et 4. Oc. 2, obj. 3. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 48. *Trombidium fuliginosum*, Hermann. — Les glandes n°s 5 et 6, sous le ganglion nerveux. Oc. 2, obj. 3. Fix. : Roule. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 49. *Smaris expalpis*, Hermann. — Les glandes n°s 3 et 4. Oc. 2, obj. 5. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 50 (dans le texte). *Smaris expalpis*, Hermann, ♀. — Coupe frontale, oblique, montrant la disposition des glandes salivaires dans la partie antérieure du corps. On voit la « glande impaire *Smaridis* » (n° 7), les glandes n°s 2, 3 et 4 réunies (on ne voit, d'un côté, que la glande n° 3), et la glande n° 5. Oc. 2, obj. 5. Fix. : alcool 70°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

PLANCHE VIII

Fig. 51. *Erythræus regalis*, Koch. — Glande trachéenne (n° 7) : *a*, coupe longitudinale; *b*, coupe transversale. Oc. compens. 18, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 51, *c* (dans le texte) comme fig. 51, *a*, d'un autre exemplaire.

Fig. 52. *Rhyncholophus vertex*, Kramer. — Glande trachéenne (n° 7), coupe longitudinale. Oc. compens. 15, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color.: hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 53. *Rhyncholophus norvegicus*, Sig Thor. — Glande trachéenne (n° 7), coupe longitudinale. Oc. compens. 15, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 54. *Hydrachna globosa*, De Geer. — Glande trachéenne (n° 7) : *a*, coupe longitudinale; *b*, coupe transversale Oc. 4, obj. imm. 1/16. Fix. : subl. en sol. aq. sat. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 55. *Limnesia maculata*, Müller. — Glande trachéenne (n° 7) : *a*, coupe longitudinale ; *b*, coupe transversale. *a*, Oc. 2. obj. 6; *b*, Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine, fuchsine acide et orange G.

Fig. 56. *Tarsotomus Hercules*, Berlese. — Glande trachéenne (n° 7); coupe longitudinale, oblique. Oc. 2, obj. 8. Fixation : 9/10 alcool 60° + 1/10 acide acétique. Coloration : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 57. *Limnesia maculata*, Müller, ♂. — Organe central, partie de la « glande de *Limnesia* », des testicules, d'un canal déférent et du ventri-

cule. Oc. 4, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine, fuchsine acide et orange G.

Fig. 58 (dans le texte). *Piersigia limophila*, Protz, ♀. — Deux ventouses génitales. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 8/10 alcool 90° + 2/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 59 (dans le texte). *Hydrachna globosa*, De Geer, ♀. — Deux ventouses génitales. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 80° + 1/10 acide acétique. Color. hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 60. *Erythræus regalis*, Koch. — Deux cellules de l'organe excréteur et des cristaux d'excrétion, quelques-uns très grands, renfermés dans un large corpuscule d'excrétion. Oc. 2, obj. 8. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 61-62 (réunies). *Rhyncholophus norvegicus*, Sig Thor, ♀. — 62, Organe excréteur, avec des cellules et cristaux ; et 61, organe génital, des fragments de trois œufs et une glande annexe (coupes longitud. et transvers.). Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 63. *Lebertia brevipora*, Sig Thor, ♀. — Deux cellules et petits cristaux dans l'organe excréteur. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 64. *Tiphys lutescens*, Ilermann, ♀. — Organe central, coupe sagittale. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 60° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 65. *Hydryphantes ruber*, De Geer, ♀. — Organe central, coupe transversale. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : Sublimé en sol. sat. aqu. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 66. *Arrhenurus pustulator*, Müller, ♂. — Organe central, coupe frontale. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alc. 60° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine, fuchsine acide et orange G.

Fig. 67 (dans le texte). *Lebertia porosa*, Sig Thor, nymphe. — Dernier article de la deuxième patte, avec des griffes, des poils et des glandes. Oc. 2, obj. 8. Préparation fraîche. Color. : hématoxyline (D.) et acide picrique.

Fig. 68. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — « Glandes rostrales » de l'extrémité antérieure du rostre. Oc. 2, obj. 8. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 69. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — Organes sensitifs, poil auditif dans la crête, nerfs et leucocytes. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

PLANCHE IX

Fig. 70. *Arrhenurus pustulator*, Müller, ♂. — Coupe frontale. Testicule avec des cellules à différents stades de caryocinèse ; au centre : quatre groupes de spermatozoïdes, presque mûrs. Oc. compens. 18, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : thionine, fuchsine acide et orange G.

Fig. 71. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — Coupe transversale. Partie de l'appareil génital mâle : testicules, canal déférent, glande annexe, pénis, appareil épineux, chambre lamelleuse, chitineuse, lèvres externes avec des poils. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 72-73. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — Coupe sagittale. 72, testicule et partie d'une glande annexe antérieure; 73, glande annexe postérieure, coupée longitud. et transvers. Oc. 4. obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 74. *Tarsotomus Hercules*, Berlese, ♂. — Coupe frontale. Partie de l'appareil génital: testicules, pénis, grandes glandes annexes, appareil épineux. Oc. 2, obj. 6. Fix. : alcool 70°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide orange G.

Fig. 75. *Tarsotomus Hercules*, Berlese, ♂. — Coupe sagittale. Grande glande annexe (*glandula maior posterior*), appareil épineux et une partie du canal d'excrétion. Oc. 2, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 60° + 1/10 acide acétique. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 76. *Erythræus regalis*, Koch, ♂. — Trois spermatozoïdes. Oc. compens. 18, obj. imm. 1/16. Fix. : alcool 70°. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 77. *Trombidium holosericeum*, L., ♂. — Quatre spermatozoïdes. Comme figure 76.

Fig. 78. *Sperchon brevirostris*, Kœnike, ♂. — Quatre spermatozoïdes. Comme figure 76.

Fig. 79. *Limnesia maculata*, Müller, ♂. — Canal déférent, coupé longitud. et transvers. Oc. 4, obj. imm. 1/16. Fix. : 9/10 alcool 70° + 1/10 acide acétique. Color. : hématoxyline (D.), fuchsine acide et orange G.

Fig. 80. *Smaris expalpis*, Hermann, ♀. — Coupe sagittale. Partie de l'organe génital femelle ; l'ovaire avec des œufs, l'oviducte et le receptaculum seminis, lèvres externes avec des ventouses et des poils, cellules digestives, etc. Oc. 4, obj. 3. Fix. : alcool 70°. Color. : hémalun (M.), fuchsine acide et orange G.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

A. Remarques préliminaires sur la systématique des Acariens 1
B. Travaux anatomiques antérieurs 12
C. Espèces examinées 14
D. Technique 17

CHAPITRE Ier. — **La peau** 21

A. Peau du premier type 22
B. Peau du deuxième type 26
C. Peau du troisième type 29
D. Peau de la *Smaris* 33

CHAPITRE II. — **Remarques sur le plasma, les leucocytes, le tissu conjonctif, les muscles et l'endosternite** 35

A. Leucocytes 35
B. Plasma 36
C. Tissu conjonctif 37
D. Muscles 37
E. Endosternite 38

CHAPITRE III. — **Respiration** 39

A. Respiration chez l'*Erythræus* et le *Rhyncholophus* 41
B. Respiration chez le *Trombidium* et l'*Ottonia* 44
C. Respiration chez les Acariens d'eau douce 45
D. Respiration chez la *Smaris* 48

CHAPITRE IV. — **Appareil digestif** 53

A. Organes buccaux 53
B. Remarques sur le proctodeum 56
C. Stomodeum 58
1. Pharynx 58
2. Œsophage 59
D. Mésentéron ou intestin moyen 63
1. Cellules digestives du ventricule de la *Thyas dentata* 75
2. Cellules digestives du ventricule de l'*Eulaïs foraminipons* 78
3. Cellules digestives du ventricule de l'*Hydrachna globosa* 79
4. Cellules digestives du ventricule de la *Limnesia maculata* 83
5. Cellules digestives du ventricule de l'*Erythræus regalis* et du *Rhyncholophus vertex* 84
6. Cellules digestives du ventricule de la *Smaris expalpis* 88

Chapitre V. — **Glandes, organes excréteurs et organes à fonction inconnue** 91
A. Glandes cutanées 91
B. Glandes salivaires 101
1. Les glandes tubulaires 106
2. — réniformes 116
3. — dorsales antérieures 120
4. — dorsales postérieures 121
5. — œsophagiennes postérieures 122
6. — œsophagiennes antérieures 122
7. La glande trachéenne impaire 123
C. Organes excréteurs et organes à fonction inconnue 133

Chapitre VI. — **Remarques sur le système nerveux et les organes des sens** 141

Chapitre VII. — **Organes génitaux** 145
I. Organes génitaux mâles 145
A. Les testicules et leurs canaux 146
B. Les glandes annexes et les appareils chitineux 153
C.-D. Pénis et organes externes 160
II. Organes génitaux femelles 162
A. L'ovaire 162
B.-C. L'oviducte et le receptaculum seminis 164
D. Glandes annexes 165
E. Lèvres et plaques externes 166

Index bibliographique 168

Explication des figures 179

RECHERCHES

SUR

LA STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT COMPARÉS

DES

FIBRES CARDIAQUES

DANS LA SÉRIE DES VERTÉBRÉS

Par FRANCIS MARCEAU

INTRODUCTION

Ces recherches, entreprises au mois de janvier 1902, sont pour ainsi dire la suite naturelle de celles que j'ai faites antérieurement sur la constitution des fibres de Purkinje et sur leur développement comparé à celui des fibres cardiaques.

Utilisant certains résultats obtenus à l'occasion de ce premier travail, ainsi que l'expérience acquise dans la pratique des meilleures méthodes techniques propres à montrer avec précision la structure fine du tissu musculaire strié, j'ai pu heureusement achever mes recherches dans un temps assez restreint, craignant toujours d'être distancé par des histologistes éminents comme M. Heidenhain, von Ebner et Godlewski qui s'occupaient de travaux analogues.

Nous avons toujours pensé que l'histologie ne doit pas être une science constituée seulement par de sèches descriptions n'ayant entre elles aucun rapport, aussi nous ne nous sommes pas bornés à décrire la structure des fibres car-

diaques chez différents types de Vertébrés. Nous avons en outre comparé ces fibres entre elles pour chercher si, malgré leur différence de structure, elles ne présentent pas des traits de ressemblance, comme si elles dérivaient toutes d'une forme primitive unique qui se serait plus ou moins profondément modifiée. Nous avons pu établir en effet que la fibre cardiaque des Vertébrés se comporte, au point de vue de sa structure et de son développement, comme la cellule nerveuse de l'écorce cérébrale chez les mêmes animaux.

Ramon y Cajal a montré que la cellule nerveuse de l'écorce cérébrale de l'Homme par exemple, avant d'arriver à son complet développement, passe successivement à peu près par les formes que revêt l'élément correspondant, à l'état adulte chez la Grenouille, le Lézard et le Mammifère inférieur ; tout comme l'encéphale humain, dans les différentes phases de son développement, revêt successivement à peu près les formes de l'encéphale de cette série d'animaux.

De même, les fibres cardiaques de tous les Vertébrés, se développant aux dépens d'un *syncytium* formé par la fusion très précoce des protoplasmas de myoblastes primitifs, évoluent ensuite plus ou moins complètement pendant que la forme du cœur se modifie elle-même. De la sorte, chez les Mammifères par exemple, la fibre cardiaque aussi bien que le cœur lui-même, pendant le cours de leur développement, passent par une série de phases représentées chez les Vertébrés moins élevés en organisation (Poissons, Batraciens, Reptiles et Oiseaux) (1).

Il y a donc une sorte de hiérarchie aussi bien dans les formes et les structures des éléments anatomiques d'un organe, chez une série d'êtres vivants, qu'il y en a une dans les formes de cet organe lui-même. Autrement dit, l'évo-

(1) Bien que les Oiseaux soient en dehors de la généalogie des Mammifères, nous verrons que leurs fibres cardiaques se rapprochent, d'une part, de celles des Reptiles supérieurs (Chéloniens, Crocodiliens) par leur faible diamètre, et, d'autre part, de celles des Mammifères par la disposition de leurs fibrilles en lames radiales.

lution des tissus (*histogenèse*) suit, dans une série d'animaux, une loi analogue à celle du développement des organes (*embryogenèse*) qu'ils constituent, sans que cependant toutes leurs phases se correspondent nécessairement.

Nous avons aussi essayé de tirer des conclusions physiologiques des structures que nous avions observées, croyant que c'est précisément dans la fine structure des éléments histologiques qu'il faut aller chercher en dernière analyse l'explication des particularités physiologiques que nous révèlent l'observation et l'expérimentation.

Avant de développer notre sujet, nous sommes heureux, autorisés d'ailleurs par la tradition, de pouvoir témoigner ici toute notre reconnaissance aux maîtres dont nous avons suivi les leçons.

Notre premier souvenir sera pour M. le professeur Edmond Perrier, directeur du Muséum d'Histoire naturelle, dont les brillantes leçons, d'une si haute portée philosophique, que nous avons suivies à l'École normale supérieure de Saint-Cloud, nous ont entraîné irrésistiblement vers l'étude des sciences naturelles. Nous lui sommes aussi profondément reconnaissant d'avoir mis à notre disposition les cœurs de quelques animaux rares et d'avoir bien voulu donner asile à ce travail dans l'excellente publication qu'il dirige.

Nous remercierons ensuite nos maîtres de la Faculté des sciences de Besançon : M. le Dr Magnin, doyen, qui nous a toujours témoigné le plus grand intérêt et a mis gracieusement à notre disposition toutes les ressources de l'Institut botanique ; M. le Dr Charbonnel-Salle, qui nous a aussi offert gracieusement l'hospitalité dans son laboratoire pour différentes expériences de physiologie et nous a souvent donné de précieux conseils.

M. le professeur Nicolas a tout spécialement droit à notre gratitude. C'est lui qui en nous faisant étudier les fibres de Purkinje et en nous initiant aux méthodes techniques modernes de l'histologie, nous a permis d'aborder

sans tâtonnements l'étude du muscle cardiaque, un peu délaissée depuis quelques années. Qu'il soit bien persuadé que nous n'oublierons jamais le service qu'il nous a rendu.

Nous remercierons aussi M. le professeur Prenant qui, en maintes circonstances, nous a donné d'utiles conseils et nous a confirmé dans notre idée d'étudier l'histologie comparée du muscle cardiaque dans la série des Vertébrés ; nos collègues et amis, M. le Dr Prieur, directeur de l'École de médecine qui a bien voulu nous tenir au courant des récentes publications qui pouvaient nous intéresser ; M. Pacotte, professeur à l'École normale, qui nous a traduit avec une grande compétence les travaux allemands se rapportant à notre sujet.

Nous tenons enfin à adresser tous nos remerciements aux naturalistes qui ont bien voulu nous procurer les matériaux assez variés dont nous avions besoin pour nos recherches : M. le Dr Pettit, préparateur au Muséum d'Histoire naturelle ; M. Calvet, sous-directeur de la Station zoologique de Cette ; M. Lécaillon, préparateur au Collège de France ; MM. les professeurs de Zograff (Institut polytechnique de Moscou), Regaud (Faculté de médecine de Lyon), Haushalter et M. le Dr Weber (Faculté de médecine de Nancy) et enfin M. le Dr Devèze (de Cayenne).

Je ferai une mention spéciale pour mon ami, le lieutenant Nouri du 2e tirailleurs sénégalais qui, pendant ses loisirs, a tué trois Crocodiles dont l'un de 8m,30 de long. Il m'a fixé sur place des fragments de leurs cœurs, avec la compétence d'un naturaliste de profession.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

I

Constitution des fibres cardiaques.

L'anatomiste hollandais LEEUWENHOEK [27] (1) a montré le premier, au début du XVIIIe siècle, que le cœur est formé par des fibres striées à la façon de celles des muscles du tronc et des membres. Il a aussi établi que ces fibres diffèrent des précédentes en ce qu'elles sont disposées en *réseaux rameux*, c'est-à-dire qu'au lieu d'être réunies en faisceaux à brins parallèles, elles s'unissent seulement sur une plus ou moins grande étendue pour se bifurquer ensuite et se rejoindre de nouveau, etc., formant ainsi un réseau à mailles allongées assez irrégulières (2).

La découverte, par LEEUWENHOEK, de la disposition réticulée du tissu myocardique, n'eut pas d'abord toute l'importance qu'elle devait avoir plus tard, elle tomba même dans l'oubli. Ce ne fut que vers 1850 que KÖLLIKER [24] et REMAK [45], reprenant la question à nouveau, attirèrent sur elle, par leurs travaux, l'attention des histologistes. Mentionnons aussi que le premier auteur, vers la même époque (d'après ROUGET [48]), reconnaît l'existence, autour des fibres cardiaques, d'un sarcolemme extrêmement mince qui ne peut être démontré sans le secours des réactifs (3). Ainsi à cette

(1) Les numéros entre crochets [ ] renvoient aux titres des mémoires originaux cités à l'Index bibliographique.

(2) Un siècle auparavant, VÉSALE [50] avait déjà étudié la direction des fibres du cœur, et RICHARD LOWER [29], en 1669, avait fait voir que les fibres cardiaques forment des plans superposés et séparables les uns des autres par la coction dans l'eau bouillante. Les intervalles des plans ainsi séparés artificiellement étant remplis par une substance gélatineuse au sein de laquelle se distribuent de nombreux vaisseaux sanguins. On sait aujourd'hui qu'ils répondent à des espaces du tissu conjonctif parcourus par des vaisseaux sanguins, des nerfs, et renferment aussi le plasma lymphatique. Depuis cette époque, le mode d'arrangement exact des fibres cardiaques (en dehors de leurs anastomoses latérales découvertes par LEEUWENHOEK) a exercé la patience de nombreux anatomistes parmi lesquels il faut citer STÉNON, VIEUSSENS, WINSLOW, GLASIUS, LANCISI, SÉNAC, WOLFF, GERDY, PALICKI, SEARLE, CHORIAL, PARCHAPPE, LUDWIG, DONDERS et SAPPEY.

(3) Plus tard, avec presque tous les histologistes, KÖLLIKER nia l'existence de cette fine membrane.

époque, en dehors de leurs anastomoses en réseaux, les fibres cardiaques étaient regardées comme ayant une structure identique à celle des fibres musculaires striées ordinaires.

Weissmann, en 1861 [52], a démontré que le muscle cardiaque chez les Poissons, les Batraciens et beaucoup de Reptiles, soumis à l'action d'une solution concentrée de potasse caustique (à 35 p. 100) se résout en une série de cellules aplaties fusiformes à substance striée en long et en travers, mais présentant cependant d'assez nombreuses irrégularités. Elles sont le plus souvent terminées par deux ou trois pointes inégales qui, en se mettant en rapport avec celles des cellules voisines, forment des sortes de crénelures. Tantôt très étroites, tantôt larges puis rétrécies avec des bords dentelés, ces cellules renferment toujours un ou deux noyaux nucléolés. Elles présentent parfois aussi des ramifications qui ne correspondent pas toujours à celles des travées musculaires dont elles font partie. Ainsi, Weissmann établit que les fibres musculaires cardiaques des Vertébrés inférieurs (travées musculaires), regardées jusqu'ici comme des formations simples, sont en réalité des faisceaux de cellules musculaires striées fusiformes à un ou deux noyaux.

Cependant, chez les vieilles Grenouilles, les cellules restent parfois unies par deux, et chez la Couleuvre, la Vipère péliade, toutes les cellules formant une travée musculaire d'une certaine longueur, restent unies entre elles.

Chez les Oiseaux et les Mammifères adultes, aucune cellule musculaire cardiaque ne se laisse isoler : elles sont complètement fusionnées en faisceaux anastomosés en réseaux qui ne laissent qu'hypothétiquement reconnaître leur origine cellulaire. Mais chez les embryons des Vertébrés (fœtus du Lièvre près de la naissance, fœtus humain de six mois), les fibres musculaires se décomposent au contraire en cellules fusiformes munies de un ou deux noyaux ovalaires et ressemblant à celles du cœur des Vertébrés inférieurs adultes, quoique beaucoup plus petites. Celles-ci ont quelquefois une structure homogène avec des granulations, mais bien plus souvent elles ont une écorce striée en long et en travers.

D'après Weissmann, chez les Mammifères et les Oiseaux adultes, les cellules sont fusionnées en fibres qui s'anastomosent et se bifurquent de diverses façons pour former des réseaux à mailles plus ou moins allongées ou bien se groupent en faisceaux, les poutres ou travées musculaires.

On peut reconnaître d'ailleurs l'origine cellulaire de ces formations, car si la solution de potasse caustique en isole des fragments

irréguliers, les ruptures se produisant en général au niveau des anastomoses et des bifurcations, elle fait aussi apparaître sur ces fragments des lignes obliques, les lignes de soudure des cellules (1).

Enfin cet auteur reconnaît l'existence, autour des fibres cardiaques, d'un sarcolemme qui provient probablement de la fusion d'une partie des membranes cellulaires, celui des régions mitoyennes ayant disparu.

L'année suivante, Gastaldi [16] et Kölliker font de nouvelles recherches sur la constitution des fibres cardiaques à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique et ils confirment les résultats de Weissmann en ce qui concerne les Vertébrés inférieurs et les embryons d'Oiseaux et de Mammifères. En outre, Gastaldi put encore isoler les cellules constitutives des fibres cardiaques chez les jeunes Oiseaux et les jeunes Mammifères, peu de temps après la naissance.

Après avoir étudié le développement de la musculature cardiaque chez les Oiseaux, il en arrive à supposer que les fibres cardiaques des Mammifères et des Oiseaux adultes ne sont autre chose que des cellules allongées à plusieurs noyaux et qu'ainsi les *cellules musculaires cardiaques embryonnaires ne se fusionnent pas* comme Kölliker d'abord, puis Weissmann l'avaient supposé, *mais s'allongent pendant que leurs noyaux se multiplient.*

En 1863, Aeby [1] s'élève contre les idées de Gastaldi, et il montre que le fusionnement des cellules musculo-formatives cardiaques n'est pas très intime et que fréquemment, même chez les adultes, les limites de ces cellules originaires se conservent dans les fibres musculaires sous forme de cloisons transversales. Il prétendit, en effet, avoir observé, à l'aide de l'acide chlorhydrique dilué, chez un enfant de trois ans et surtout chez un enfant de huit ans et chez un homme adulte, des fibres cardiaques divisées en segments par des cloisons transversales. S'appuyant sur cette structure, il déclare que toutes les fibres cardiaques dérivent des fibres de Purkinje embryonnaires dont les cloisons séparatrices des cellules constitutives auraient disparu plus ou moins complètement.

Chez certains animaux seulement, des fibres de Purkinje per-

(1) D'après cela, on voit que les auteurs classiques ont en partie méconnu les idées de Weissmann quand ils disent que cet auteur, à l'aide de la solution de potasse caustique, a décomposé en cellules les fibres cardiaques de tous les Vertébrés, puisqu'il n'a réussi à le faire complètement que chez les Poissons, les Batraciens, certains Reptiles et les embryons d'Oiseaux et de Mammifères. Voyez plus loin ce que dit von Ebner [12] au sujet de l'action de la potasse caustique sur les fibres cardiaques.

sistent à l'état adulte et forment, comme on le sait, un réseau sous-endocardique envoyant quelques branches dans l'épaisseur du myocarde (1).

Kölliker confirma les données d'Aeby et il montra (*Geweb. d. Mensch.*, 4e édit., p. 584) que chez l'Homme et chez le Bœuf, on peut isoler, à l'aide d'une forte solution de potasse caustique, de petits fragments de fibres cardiaques à un noyau, qui ne peuvent guère être autre chose que les cellules musculo-formatives. Il ajoutait qu'à tout prendre il était spécialement important d'attirer l'attention sur ce fait que le cœur de tous les animaux se compose de courtes fibres musculaires embryonnaires. Chez les Vertébrés inférieurs, celles-ci sont *peu ou pas du tout fusionnées* et forment de forts faisceaux secondaires. Chez les Oiseaux et les Mammifères, au contraire, *le fusionnement est plus intime*, et par leur réunion elles forment seulement des rangées anastomosées en réseaux dont chaque partie, autant qu'elle répond à une cellule complète, est l'équivalent d'un faisceau primitif d'autre muscle.

(1) L'opinion d'Aeby, que les filaments de Purkinje sont formés d'éléments représentant la phase embryonnaire que traversent les fibres cardiaques avant d'arriver à l'état adulte, avait été adoptée par Kölliker, puis par tous les histologistes jusqu'à ces dernières années, bien que Frisch ait montré, dès 1869, que les fibres de Purkinje sont déjà reconnaissables comme formations distinctes chez l'embryon de Mouton de 6 centimètres.

Je rappelle cependant que Schmaltz, en 1886, avait regardé les filaments de Purkinje comme un organe particulier à parois musculeuses, dont les cellules, munies seulement de protoplasma et sans écorce striée, seraient peut-être un appareil musculo-moteur terminal ayant un rapport important avec l'activité du cœur. Que Minervini (dont le travail [40] ne m'était pas connu au moment de la publication de mon mémoire [31]) les considéra comme des éléments musculaires sans aucun doute et en particulier comme des formes hydropiques des cellules musculaires ordinaires, ou aussi comme des cellules qui ne sont pas complètement développées et n'ont aucune fonction. Von Ebner [12] a déclaré tout récemment que les cellules de Purkinje n'appartiennent sûrement pas au processus de développement des fibres musculaires typiques du cœur, tout en reconnaissant que ces cellules sont plus semblables aux cellules musculaires cardiaques embryonnaires qu'aux fibres complètement développées; mais il n'a apporté aucune preuve décisive à l'appui de son assertion. Je crois avoir nettement établi [31] que les fibres cardiaques et les fibres de Purkinje, bien que s'anastomosant entre elles, se développent d'une façon parallèle et indépendamment les unes des autres. La signification exacte de ces dernières ne peut d'ailleurs être donnée, suivant moi, tant qu'on n'aura pas résolu les trois questions que j'ai posées à la fin de mon travail précité (p. 62), bien que certains faits que j'ai observés me permettent déjà de supposer, avec quelque certitude, quel peut être leur rôle (Voy. la note de la fin du chapitre III).

La plupart des auteurs ont alors admis que les segments de fibres cardiaques isolés par la potasse sont des cellules musculaires. Rouget cependant, à la même époque (1863), publie un important mémoire [48] où il combat la théorie de la constitution cellulaire des fibres cardiaques. D'après lui, les fragments des muscles du cœur des Poissons, des Reptiles et des embryons de Pigeon isolés par Weissmann et Gastaldi ne sont que des produits d'altération ou de rupture des faisceaux de fibrilles et non des cellules musculaires. En effet, dit-il, « la diversité et l'irrégularité de leur forme, les dentelures qu'ils présentent au niveau des surfaces de séparation, démontrent que ce ne sont pas là des individualités organiques, des éléments proprement dits, mais des fragments des faisceaux primitifs du cœur ou *fibres* ».

Dans ce mémoire, qui se rapporte principalement aux fibres des muscles volontaires, Rouget établit en outre des faits intéressants à connaître sur la constitution des fibres cardiaques. D'après cet auteur, la substance intérieure des faisceaux primitifs (fibres) est divisée en compartiments de forme polyédrique (*prismes* ou *cylindres primitifs*) (1) par des cloisons ténues, dont l'ensemble se rattache à la face interne du sarcolemme. Les cylindres primitifs sont eux-mêmes constitués par une réunion de fibrilles en un groupe commun, séparé des groupes voisins par une ligne de démarcation correspondant à une enveloppe propre (2). Il envisage le sarcolemme des fibres des muscles volontaires d'une façon spéciale (3), ce qui lui

(1) C'est Leydig qui a observé le premier, dans les muscles de la ligne latérale des Poissons et les muscles de beaucoup d'Arthropodes, que les faisceaux primitifs sont divisés en cylindres primitifs qui pour lui représentent les cellules musculaires primordiales métamorphosées. Rouget a constaté que cette division des faisceaux primitifs en cylindres primitifs se retrouvait dans tous les muscles de la vie animale et dans le cœur, chez tous les Vertébrés.

(2) Pour Leydig, les cylindres primitifs étaient formés de disques empilés (*sarcous elements*), tandis que pour Kölliker, qui les appelle *colonnes musculaires*, ils sont constitués par des petits faisceaux de fibrilles, ainsi que Rouget l'avait admis.

(3) « Le sarcolemme est analogue à cette membrane désignée sous le nom de *périnèvre*, qui enveloppe les groupes élémentaires de tubes nerveux et que l'on s'accorde communément à rattacher au tissu conjonctif. Il ne constitue pas seulement une enveloppe extérieure des faisceaux primitifs, mais une charpente complète de substance conjonctive qui enveloppe le faisceau primitif, pénètre dans son intérieur, dans l'interstice des principaux segments de la masse contractile et s'insinue, non seulement entre les cylindres primitifs, mais entre les fibrilles élémentaires elles-mêmes. De la périphérie au centre du faisceau primitif, les divisions de cette charpente deviennent de plus en plus ténues et leur consistance diminue en même temps jusqu'à ce qu'elle ne représente plus qu'un vernis plasma-

permet d'expliquer la difficulté que l'on éprouve à mettre en évidence celui des fibres cardiaques dont il affirme cependant l'existence. On ne peut jamais, dit-il, autour des fibres cardiaques, « observer de ces gaines de sarcolemme en forme de tube, qu'il est si facile d'isoler dans les muscles de la vie animale; cela ne tient pas seulement à la ténuité plus grande de cette enveloppe, mais surtout à ses connexions avec les fibrilles et les cylindres primitifs du cœur. Tandis que dans les muscles de la vie animale les cloisons intérieures du faisceau primitif, très minces et peu résistantes, se détachent très facilement de la membrane très solide et très élastique du sarcolemme, il n'en est pas de même dans le cœur où les cloisons, que le sarcolemme envoie entre les cylindres primitifs d'un même faisceau, égalent le sarcolemme lui-même en résistance et en épaisseur, et ne peuvent s'en séparer sans entraîner la déchirure de celui-ci. »

Ainsi, pour Rouget, le sarcolemme, au lieu de former une simple tunique extérieure aux fibres, pénètre dans toute leur masse et les noyaux que les auteurs considèrent comme appartenant à leurs prétendues cellules constitutives sont sous sa dépendance (1).

Eberth, en 1866 [11], mit en évidence, à l'aide du nitrate d'argent, les lignes de soudure des cellules qui composent les fibres du myocarde, sous forme de traits noirs qui, rectilignes entre les faces latérales des cellules, rappellent au contraire souvent le profil de marches d'escalier à leurs extrémités. Ce sont ces derniers qu'on a appelé depuis *traits scalariformes d'*Eberth. Les segments de fibres cardiaques ainsi délimités par ces traits correspondent exactement à ceux que Weissmann a isolés au moyen de la solution

tique interfibrillaire. » D'après ces citations, nous voyons que pour Rouget, le sarcolemme des auteurs n'est que la couche périphérique rendue compacte, du sarcoplasma des fibres cardiaques qui forme non seulement un fuseau central mais envoie encore des cloisons entourant les cylindres primitifs et s'insinuant même entre leurs fibrilles constitutives. Il considère au contraire ce sarcolemme et les cloisons sarcoplasmiques munies de noyaux, dont il dépend, comme un tout, en relation même avec le tissu conjonctif interfasciculaire.

(1) Voici une courte citation du mémoire de Rouget qui fera très bien comprendre ses vues sur la constitution du tissu musculaire. « La substance contractile proprement dite n'est dans aucune de ses formes composée de cellules et ne présente chez aucune espèce animale des rapports ou des analogies avec les formations cellulaires. Les faisceaux ou fibres primitives à noyaux ne sont autre chose que des agglomérations plus ou moins complexes des fibrilles réunies par des membranes de tissu conjonctif, auxquelles appartiennent exclusivement les noyaux des prétendus éléments cellulaires des muscles. Le véritable élément anatomique des tissus contractiles est la *fibrille* (onduleuse ou granuleuse). »

concentrée de potasse caustique (1). D'après EBERTH, les cellules à deux ou plusieurs noyaux ainsi délimitées ne proviennent pas de la fusion, mais bien de l'accroissement en longueur de cellules simples dont les noyaux se seraient multipliés. Du moins, on n'observe pas, même dans le cœur de jeunes animaux, des figures pouvant être interprétées comme des stades de fusion incomplète de cellules. Les lignes obliques que WEISSMANN a observées sur les travées musculaires du cœur des Mammifères et des Oiseaux adultes n'indiquent pas, suivant lui, la fusion de cellules, mais proviennent au contraire de leur séparation incomplète. D'ailleurs, sans le secours d'aucun réactif, cet auteur a pu décomposer en cellules les parties du cœur voisines de l'endocarde et cela très facilement dans les cœurs humains atteints d'*atrophie brune* (2). Enfin, il n'a pu reconnaître l'existence d'un sarcolemme aussi bien autour des cellules cardiaques qu'autour des cellules qui forment les fibres de PURKINJE.

A la suite du travail si important d'EBERTH, KÖLLIKER, tout en admettant la plupart de ses conclusions, fit cependant quelques réserves et il s'exprima ainsi à ce sujet dans la 5e édition de son *Manuel d'anatomie* : « Je puis d'autant plus concéder à ÉBERTH un fusionnement encore moins intime qu'AEBY et moi nous nous le sommes représenté, que je puis confirmer complètement ce qu'il communique sur les limites des cellules apparaissant nettement par les sels d'argent ; mais, d'un autre côté, on ne peut douter que les cellules sont réunies, dans les cœurs des Mammifères et de l'Homme, d'une toute autre façon que chez la Grenouille et les Poissons. Qu'on compare seulement le cœur embryonnaire et le cœur complètement développé des Mammifères et on verra ici la facilité avec laquelle les cellules formatives s'isolent, tandis que là on ne réussit que par des moyens énergiques, comme la solution concentrée de potasse caustique. (Ce n'est que dans l'atrophie brune du muscle cardiaque qu'ÉBERTH remarqua, sans réactif, une division des fibres musculaires en cellules.) D'autre part, les fibres de PURKINJE de l'endocarde qui se composent, en certains endroits, de cellules musculaires nettement séparées, qui en d'autres endroits laissent voir tous les degrés de fusionnement dans les fibres, montrent d'une façon extrêmement nette les modifications subies par les éléments originaires dans le

(1) D'après RENAUT [47], si l'on soumet à l'action de la solution concentrée de potasse caustique des fragments de muscles cardiaques, d'abord imprégnés à l'argent, on voit la segmentation se produire au niveau des lignes inprégnées.

(2) C'est là une observation analogue à celles que RENAUT et LANDOUZY firent onze ans plus tard (Voy. plus loin).

cœur. Enfin, contrairement à Eberth, je suis d'avis qu'en certains endroits apparaissent de véritables fusionnements et je regarde comme éléments fusionnés, beaucoup de ceux qu'il décrit comme cellules à deux noyaux (Voy. ses figures 6, 7, 9, 12, 13, 15, 18, 29).

« En dehors de ces points, je m'écarte encore des vues d'Eberth en ce que j'affirme que les cellules musculaires du cœur s'unissent en filaments musculaires étroits anastomosés. Eberth, par contre, se prononce pour une réunion en masses plus grosses. Je ne veux point douter de l'existence de cette dernière disposition connue depuis longtemps déjà dans les fibres de Purkinje et cela peut se rencontrer dans certaines régions épaisses du cœur; mais, d'un autre côté, je suis partisan de la présence de réseaux en beaucoup d'endroits. »

Le travail d'Eberth, à côté duquel Kölliker prit position dès après sa publication et avec une prudence justifiée, a exercé, comme le dit von Ebner [13], une influence décisive sur l'enseignement dominant actuel de la constitution des fibres musculaires cardiaques. Après que Schweigger-Seidel, Frédéricq, Ranvier, Renaut et d'autres eurent, par leurs travaux, confirmé et étendu les données d'Eberth, tous les histologistes admirent à peu près comme axiome que *les fibres cardiaques sont formées de cellules soudées par un ciment soluble dans la solution concentrée de potasse caustique et réduisant en noir le nitrate d'argent.* Seul Wagener, comme on va le voir, pensa que les stries claires transversales des fibres cardiaques, regardées comme les limites cellulaires étaient des productions artificielles.

Winkler, en 1867 [53], se prononce en faveur de l'existence d'un sarcolemme, mais pour lui ce n'est véritablement qu'une dépendance du tissu conjonctif ou périmysium qui, comme on le sait, entoure les fibres cardiaques comme d'un fin filet.

Wagener, en 1872 [51], attire l'attention sur les stries claires transversales des fibres cardiaques qui sont regardées par certains histologistes comme les limites de cellules musculaires cardiaques placées bout à bout. D'après lui, elles répondent soit à des ondes de contraction arrêtées par la mort brusque de la fibre (fixation), soit à de légers épaississements des fibres musculaires précédant ces ondes de contraction, soit enfin à des fentes transversales de la substance musculaire provenant de ce que, lors de la mort, certaines fibres sont saisies à l'état de contraction plus tôt que leurs voisines, ce qui doit amener inévitablement des plissements ou des ruptures. Ainsi donc, pour cet auteur, les fibres cardiaques ne se laissent pas décomposer en cellules comme les fibres de Purkinje,

elles sont continues (1). Enfin, d'après Wagener, les fibres cardiaques sont entourées d'un fin réseau protoplasmique sans structure (périmysium) dont les lambeaux ont été regardés, par erreur, comme un sarcolemme.

Langerhans, en 1873 [26], confirme les données de Weissmann et d'Eberth sur les formes des éléments contractiles du cœur dans les diverses classes de Vertébrés, qu'il considère aussi comme dépourvus de sarcolemme. Il décrit en particulier chez la Salamandre des fibres ramifiées. D'après lui, chez les Vertébrés inférieurs, y compris les Reptiles, il existe dans leur intérieur un filament axial granuleux renfermant le noyau, tandis que cette disposition est rare chez les Oiseaux et les Mammifères. Il décrit aussi les terminaisons nerveuses au niveau de chaque cellule musculaire, sous forme d'un filament finement granuleux, remarquable par son éclat mat et l'absence de toute striation transversale.

Frédéricq, en 1875 [15], prétendit avoir vu les traits de soudure des cellules cardiaques sur les fibres des muscles papillaires de la valvule mitrale de l'enfant, simplement dilacérés dans une solution de chlorure de sodium à 1,5 p. 100 (2).

Ranvier, en 1876 [44], a mis en évidence à l'aide de l'acide chromique à 1 p. 1 000 ou de l'acide chlorhydrique à 1 p. 10 000 et par dissociation, les traits scalariformes sous forme de traits clairs à double contour qui coupent transversalement la fibre cardiaque en

(1) Cette idée, d'abord soutenue par Kölliker, Rouget, a été reprise plus tard et développée par von Ebner qui a tenté de donner une autre explication des fameux *traits scalariformes d'*Eberth et des *lignes cimentaires* des auteurs.

(2) Il est bon de rappeler ici que cet auteur considérait le tissu musculaire comme une formation voisine du tissu conjonctif. Pour lui, en effet, le faisceau primitif est d'une nature complexe et se compose de deux catégories d'éléments bien distincts. Les uns, les noyaux et le protoplasma qui les entoure, ont directement pour origine une multiplication de cellules embryonnaires; ils offrent tous les caractères de corps cellulaires et doivent être considérés comme tels au même titre que les cellules fixes du tissu conjonctif. « La matière contractile, au contraire, dont la nature fibrillaire est démontrée par le développement, a une toute autre origine. Elle ne provient pas d'une métamorphose directe des cellules embryonnaires ; mais elle a été formée à la surface et en dehors de celles-ci. » Elle est donc comparable aux faisceaux de fibrilles conjonctives qui, comme Ranvier l'a démontré, se développent en dehors et indépendamment des cellules fixes. Mais, cette assimilation ne peut être soutenue, car la substance contractile naît, comme nous le verrons, au sein même du protoplasma des cellules musculaires embryonnaires ou myoblastes. Faisons remarquer que cette conception du tissu musculaire est très voisine de celle de Rouget (Voy. plus haut).

la traversant d'un bord à l'autre. Ces traits ne sont pas rectilignes, mais ont la forme du profil d'un escalier dont chaque pas répond à l'intervalle de deux cylindres primitifs adjacents et dont chaque marche ou palier répond à une série de disques minces de la substance contractile. Ils sont constitués par une substance qui se gonfle et finalement se dissout sous l'action plus ou moins prolongée de l'alcool au tiers, mettant ainsi en liberté les cellules musculaires cardiaques, c'est-à-dire qui a tous les caractères du ciment intercellulaire des divers épithéliums, auquel on l'a comparé.

Pour lui, les disques épais des fibrilles ont une constitution spéciale, différente de celle des muscles volontaires. Lorsque les fibrilles ont été fixées en extension forcée et colorées à l'hématoxyline alunée, il déclare que chaque disque épais se montre formé par un disque moyen principal, séparé de disques accessoires qui le terminent, par deux minces bandes claires (1).

Enfin, d'après cet auteur, on ne peut voir ni dans les coupes transversales, ni dans les dissociations de fibres cardiaques aucune trace de sarcolemme; dès lors, il est probable que les cylindres primitifs sont à nu à la surface du faisceau, ou qu'ils y sont recouverts par une mince couche de cette substance qui entoure le noyau (sarcoplasma) et qui, après avoir envoyé des cloisons rayonnantes (séparant les cylindres primitifs) arrive jusqu'à la surface.

Renaut et Landouzy, en 1877 [46], ont observé que chez les vieillards, dont le cœur est devenu arythmique sans lésion valvulaire, et dans tous les myocardes qu'on peut observer après une période prolongée d'asthénie cardiaque ayant abouti à l'asystolie, quelqu'en ait d'ailleurs été la cause primitive (endocardites, péricardites chroniques, etc.), le ciment intercellulaire est comme gonflé et se montre sous forme de traits scalariformes très nets présentant l'aspect et la réfringence des lignes de ciment intercellulaires. En outre, il a subi un ramollissement considérable et cède aux moindres tractions. Le retrait brusque des segments musculaires, sous l'influence de la fixation par l'alcool fort, détermine alors le détachement des cellules cardiaques. Sur les coupes longitudinales, on les voit isolées les unes des autres par de larges espaces ; et l'on pourrait croire que, pendant la vie, leur union n'existait plus.

Cette lésion spéciale, mais due à des causes diverses, a été désignée plus tard par Renaut sous le nom de *myocardite segmentaire essentielle* et elle a été étudiée ensuite par d'autres auteurs tels que

(1) *Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire*, p. 317 et 318.

Colrat [8], Durand [10], Chalot [6], Déjerine [9], Mollard [38], Mollard et Regaud [39]. Nous nous bornerons à dire ici :

Que Colrat montra que cette lésion était souvent localisée au cœur gauche, plus spécialement aux muscles papillaires tenseurs de la valvule mitrale et qu'aucune action mécanique n'est capable de produire de la dissociation segmentaire sur un cœur sain ;

Que Renaut (Thèse de Durand) attribua la fonte du ciment intercellulaire à l'acide sarcolatique, produit de la contraction musculaire ;

Que Chalot rapporta la même lésion aux troubles de nutrition de la cellule cardiaque qui secrète elle-même ces traits de ciment ;

Que Déjerine constata, après Colrat, la fréquence de la dissociation segmentaire dans le myocarde des typhiques frappés de mort subite ;

Que Mollard, à la suite de l'examen d'un grand nombre de cœurs de vieillards, morts d'affections diverses, qu'ils eussent ou non présenté pendant la vie des symptômes prédominants du côté du cœur, acquit la conviction que cette lésion est extrêmement fréquente, sinon constante, sous une forme quelconque, chez l'Homme arrivé à un âge avancé ;

Qu'enfin Mollard et Regaud provoquèrent chez le Chien, à la suite d'injections sous-cutanées ou intraveineuses de toxine diphtérique, un début de dissociation segmentaire des fibres cardiaques caractérisé par l'*élargissement* des traits scalariformes de ciment, mais qu'ils n'obtinrent pas la dislocation des segments de Weissmann unis par eux.

Pohl Pincus, en 1884, dans un court mémoire d'ailleurs non accompagné de figures [42], dit avoir observé, dans le cœur de la Grenouille, deux sortes de cellules musculaires striées fusiformes :

1° Des cellules avec de gros noyaux lenticulaires ou ovoïdes ayant 4 μ à 7 μ de largeur sur 8 μ, 14 μ ou 18 μ de longueur et qui présentent une striation dans toute leur largeur (*cellules musculaires proprement dites*).

2° Des cellules avec de minces noyaux très allongés ayant 2μ,5 à 3μ,5 de largeur sur 25 μ à 43 μ de longueur et dont la striation ne s'étend pas dans toute la largeur, comme si une fibre complètement striée était comprise entre deux fibres lisses plus minces (*cellules vasculaires*).

D'après cet auteur, ces deux sortes de cellules musculaires, réparties d'une façon spéciale dans la paroi et dans les travées du ventricule cardiaque de la Grenouille, auraient des fonctions totalement différentes l'une de l'autre et seraient innervées par des centres spéciaux. Les premières en se contractant détermineraient la systole ventriculaire qui lance le sang dans toutes les parties du

corps, tandis que les secondes, en se contractant pendant la diastole, chasseraient le sang dans les espaces compris entre les travées musculaires qu'il appelle *fentes d'alimentation*, parce qu'elles assureraient ainsi, à la façon de véritables vaisseaux sanguins, la nutrition des parties compactes du myocarde.

Il a observé en effet que le ventricule, à la fin de la systole, apparaissait plus rouge, c'est-à-dire avec les fentes d'alimentation distendues, que lors de la diastole, pendant laquelle les fentes d'alimentation sont contractées. Ecker, peu de temps après [14], a confirmé les résultats de Polh Pincus au point de vue purement histologique et il a même donné une figure qui est d'ailleurs peu démonstrative (1).

Dans la période comprise entre 1880 et 1890, parurent une série de travaux sur la structure fine de la substance musculaire striée, dont les conclusions tendaient à renverser complètement les notions si laborieusement acquises sur la constitution de cette substance. Comme ils ont porté à la fois sur le muscle cardiaque et sur les muscles volontaires, je crois devoir les résumer brièvement et indiquer aussi les critiques qu'ils ont soulevé de la part du plus grand nombre des histologistes (2).

(1) Je n'ai pu confirmer ces données par mes recherches. Si on met à nu le cœur d'une Grenouille vivante et qu'on l'examine attentivement alors qu'il bat encore rapidement et avec régularité, on constate que le ventricule est très rouge en diastole complète et que sa teinte diminue progressivement pendant la systole. Lorsque celle-ci est complète, il est devenu absolument blanc ou rose pâle. Lorsque ses battements sont très ralentis, on observe souvent que la teinte la plus rouge existe non lors de la diastole complète, mais tout au début de la systole, comme si les travées de la portion spongieuse centrale se contractant plus énergiquement que celles de la périphérie, chassaient le sang en partie dans les lacunes de cette région qui se laisseraient légèrement distendre. J'ai observé cependant, chez un Barbeau dont le cœur, à part une paroi compacte de faible épaisseur irriguée par une artère coronaire spéciale, a une structure à peu près identique à celui de la Grenouille, mais seulement dans la période préasphyxique, le phénomène décrit par Pohl [Pincus. Ce phénomène, lié à un mode de contraction qui n'est pas physiologique, comporte une explication très simple : le ventricule paraît rouge à la fin de la systole parce que tout le sang qu'il contenait n'a pas été expulsé et que la partie restante s'est réfugiée entre les travées musculaires tout près de la surface de sa paroi qui est très mince. Il est pâle au contraire pendant la diastole, parce que le sang ne le remplit que progressivement par suite d'une contraction insuffisamment énergique de l'oreillette.

(2) Je laisse au contraire complètement de côté tous les travaux dont les conclusions ont conduit à faire accepter l'existence des fibrilles striées avec leur structure, telle qu'elle est admise par la très grande majorité des histologistes.

En 1881, Retzius, dans un premier travail [61], à l'aide de la méthode d'imprégnation au chlorure d'or, avait décrit un réseau régulier dans l'intérieur des fibres musculaires, mais il n'avait pas su interpréter les rapports de ce réseau avec les fibrilles. L'année suivante, Bremer [54] avait obtenu des images répondant à celles de Retzius.

En 1884, Carnoy [56] essaie d'appliquer la doctrine du *réticulum* à l'explication de l'apparence striée des fibres musculaires qu'il considère comme formées d'une charpente réticulée de plastine qui va du noyau s'insérer à la membrane ou sarcolemme et d'un enchylema ou myosine qui remplit les mailles du réseau.

L'année suivante, Melland [60], sans connaître les recherches de Retzius et de Bremer développe cette conception en l'appuyant sur des expériences et des observations convaincantes, faites sur les muscles des Arthropodes et des Vertébrés, par la méthode d'imprégnation au chlorure d'or. Selon cet auteur, il existe primitivement dans la fibre musculaire des fibrilles longitudinales (qui correspondent à la substance interfibrillaire des auteurs), unies transversalement au niveau de la membrane de Krause ou disque mince d'Amici, par des séries de plans horizontaux qui, partant du protoplasma entourant les noyaux, viennent se fixer au sarcolemme. Dans les mailles déterminées par les plans transversaux et les filaments longitudinaux est une substance liquide ou semi-liquide, la myosine qui s'étend dans tout le faisceau musculaire.

Les acides dilués, le chlorure d'or et la potasse caustique mettent les mailles de ce réseau en évidence, mais celles-ci sont visibles directement quoique avec moins de netteté. Sous l'influence des fixateurs coagulants (alcool fort, bichromate de potasse, sublimé, etc.) apparaissent les fibrilles myosiques qui ne sont que la myosine des espaces interfibrillaires coagulée et durcie, susceptibles de se séparer en colonnes indépendantes (fibrilles des auteurs).

Van Gehuchten, en 1886 [57], se rallie à l'opinion de Melland, mais au lieu de supposer comme cet auteur que la myosine se coagule entre les *fibrilles préexistantes*, il affirme qu'elle se dépose autour d'elles en les grossissant et constitue ces trabécules réfringentes et isolables que présentent les fibres musculaires coagulées par l'alcool ou le bichromate de potasse (fibrilles des auteurs).

Marshall, en 1887 [59], confirme les vues de Melland.

Ramon y Cajal, en 1888 [5-55], reprend la question et se rallie aussi à l'opinion de Melland en ce qui concerne le muscle cardiaque et les muscles des pattes des Insectes. Il appelle *fibrilles-moules* les fibrilles de coagulation ou fibrilles des auteurs et *fibrilles*

préexistantes, la substance interfibrillaire des auteurs à laquelle il attribue la propriété élastique et contractile. Dans le cœur, il fait remarquer que les *fibrilles préexistantes* (partie active) sont proportionnellemeut plus développées que les *fibrilles-moules* de myosine coagulée (partie passive), contrairement à ce qui a lieu dans les muscles volontaires.

Cette prédominance est vraisemblablement liée à la plus grande énergie que développe le muscle cardiaque.

Il a mis nettement en évidence le premier, un sarcolemme très mince sous forme de petits arceaux insérés au niveau des disques minces. Enfin, pour lui, le ciment de séparation des cellules cardiaques représente, à cause de la non-interruption du sarcolemme à son niveau, une sorte de membrane de Krause considérablement épaissie.

Les vues des auteurs précédents sur la constitution de fibres musculaires striées n'ont pas été adoptées par la grande majorité des histologistes. Elles ont été combattues en particulier par Kölliker, Rollet et Retzius lui-même dans un travail de 1890 [62]. Renaut (1) fait remarquer que, pour supposer que c'est la substance interfibrillaire et celle des disques minces qui est contractile, il faut faire abstraction des faits les mieux établis et les mieux observés. Récemment enfin, M. Heidenhain [58] s'est élevé également contre cette théorie de la constitution de la substance musculaire striée. Il dit en particulier que la fibrille ne peut être considérée comme un produit artificiel, puisqu'elle est isolable dans les muscles vivants des ailes des Insectes. Mais, pour lui, tout ce que l'on a dit des fibrilles s'applique en réalité aux *cylindres primitifs de* Leydig ou *colonnettes musculaires de* Kölliker, isolables dans les muscles moteurs des ailes des Insectes et visibles dans les coupes transversales des fibres cardiaques des Vertébrés sous forme de polygones plus ou moins réguliers, *les champs de* Conheim, séparés par des bandes de sarcoplasma. En se basant sur l'étude *des champs de* Conheim très irréguliers, de tailles très différentes, souvent divisibles eux-mêmes, qu'on trouve chez certains Invertébrés (Chenille de *Bombyx neustria*), il arrive à une conception un peu nouvelle de la fibrille. Une seule chose, pour lui, est démontrable, isolable, la *colonnette musculaire*. Rien ne permet de définir la fibrille comme l'unité anatomique fondamentale, indécomposable. Il lui semble, comme à Hensen, que la divisibilité en long des colonnettes est si grande qu'on ne peut lui assigner de limite. De nouveaux procédés de dissociation peuvent

(1) *Traité d'histologie pratique*, p. 620.

nous permettre d'aller chaque jour plus loin dans cette voie et rien ne nous empêche de penser que la dernière unité obtenue serait elle-même divisible. Le dernier terme de la série n'est donc pas une fibrille histologique (c'est-à-dire matériellement visible) de calibre déterminé, mais la série linéaire de molécules contractiles élémentaires des physiologistes (*inotagmes* d'Engelmann) ou *fibrille moléculaire*. En somme, pour M. Heidenhain, la fibrille histologique constituée par un faisceau plus ou moins volumineux de fibrilles moléculaires, n'est qu'un fragment artificiel d'une colonnette musculaire (1).

Depuis une dizaine d'années, les efforts de tous les histologistes se sont portés principalement, comme on va le voir, vers l'étude du

(1) Je ne puis accepter complètement cette théorie de M. Heidenhain, car j'estime que les fibrilles histologiques sont à considérer comme unités de la substance contractile au moins au même titre que les colonnettes musculaires et qu'elles ne sont pas des fragments quelconques de ces derniers éléments, dont la production serait livrée au hasard des rétractions plus ou moins régulières provoquées par les fixateurs.

En effet :

1° Les fibrilles histologiques ont, dans les fibres cardiaques des Vertébrés adultes, une épaisseur à peu près constante, qui ne subit que de très légères variations, tandis que les colonnettes musculaires ont des dimensions très variables et sont assez souvent indistinctes les unes des autres. (Schiefferdecker a constaté le même fait dans les muscles volontaires).

2° Dans les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs et celles des embryons des Vertébrés supérieurs, les fibrilles histologiques sont le plus souvent trop éloignées les unes des autres pour provenir de la fragmentation de petites colonnettes musculaires. Cela est notamment impossible lorsque ces fibres sont formées d'une colonne sarcoplasmique entourée par une seule assise de fibrilles souvent assez éloignées les unes des autres (*Cyclostomes*, *Sélaciens*, *Ganoïdes*, certains *Téléostéens*, *Ophidiens*) (Voy. le chapitre III).

3° Chez les embryons, les fibrilles histologiques n'apparaissent pas d'emblée avec leur constitution définitive, elles s'édifient au contraire progressivement aux dépens de très fines granulations (*mitochondres*) disposées en séries linéaires.

4° Enfin, les fibrilles histologiques, une fois constituées, s'accroissent en épaisseur, et, lorsqu'elles ont atteint un certain diamètre qu'elles ne dépassent jamais, on les voit se diviser progressivement d'une extrémité vers l'autre.

Cela dit, je reconnais qu'il est possible à la rigueur de considérer les fibrilles histologiques comme des faisceaux plus ou moins réguliers de fibrilles moléculaires ayant la même constitution; mais ce n'est là en somme qu'une vue toute théorique et qui d'ailleurs n'est aucunement en opposition avec la reconnaissance dans les fibres, d'un *groupement normal de ces fibrilles moléculaires en masses d'un certain calibre, les fibrilles histologiques*.

ciment que l'on supposait exister entre les cellules constitutives des fibres cardiaques.

En 1889 et 1893, Browicz [3-4] prétend que le soi-disant *ciment* des *traits scalariformes d'*Eberth n'est pas homogène, mais possède une *structure en forme de bâtonnets* orientés suivant la direction des fibrilles. Les éléments protoplasmiques déterminant cette structure sont si délicats que dans le muscle cardiaque normal ils ne sont pas visibles, mais aussitôt qu'ils sont un peu séparés les uns des autres par un liquide, ils le deviennent. Cela arrive notamment dans certaines altérations pathologiques (myocardite segmentaire étudiée principalement par Renaut et Mollard [38]).

La même année (1893), Przewoski [43] semble avoir démontré que l'union des cellules myocardiques se trouve réalisée par des *ponts protoplasmiques* comparables à ceux qu'on a trouvés entre la plupart des cellules épithéliales et aussi entre les fibres lisses. Au niveau des lignes de ciment, les fibrilles offrent l'aspect de filaments très grêles qui ont passé inaperçus aux yeux des observateurs, parce que, par les procédés employés par eux, ils étaient pour ainsi dire enfouis dans une masse colorante trop intense (cas du nitrate d'argent), ou bien étaient détruits par suite d'une action trop énergique (cas de la potasse). Cet auteur a observé, sur des fragments de cœur provenant d'homme adulte et surtout dans des cas d'œdème cardiaque, que les extrémités voisines des fibrilles de deux cellules cardiaques successives se renflent en grains arrondis au niveau des faces latérales de la bande de ciment.

Entre ces deux séries de grains qu'il appelle les *stratum granulosum terminale*, sont tendus de fins filaments ou *ponts protoplasmiques intercellulaires*, en nombre égal à celui des fibrilles, et qui traversent la bande de ciment. Ces ponts ont une longueur variable et sont séparés par des espaces plus ou moins larges selon les cas, qui servent sans doute à la circulation du plasma d'une cellule à l'autre.

Un peu plus tard, en 1897, Mac Callum [30], à l'aide de préparations effectuées par la méthode de Kolossow (1) destinée à montrer l'existence des ponts protoplasmiques intercellulaires, donne une description de ces formations légèrement différente de celle de Przewoski. Il n'a pas observé aussi nettement les *stratum granulosum terminale*, et à leur niveau, les petits faisceaux de fibrilles en regard se divisent chacun en deux ou trois minces filaments qui

(1) A. Kolassow, Ueber eine nue Methode der Bearbeitung der Gewebe mit Osmiumsäure (*Zeitschr. f. Wissensch. Mikrosk.*, Bd IX, 1892, p. 38).

s'étendent à travers l'espace qui les sépare et rencontre ceux de la cellule opposée. Au milieu de cet espace est une très fine ligne transversale de séparation colorée en noir et sur les deux côtés de laquelle aboutissent les minces filaments ou ponts protoplasmiques. Cet auteur n'a pu, par la même méthode, mettre en évidence dans les fibres cardiaques des divers Mammifères cette structure spéciale. Au niveau de leur terminaison, les faisceaux de fibrilles seraient simplement unis par des ponts protoplasmiques ordinaires tels que ceux qu'ont figuré Kolossow et Garten entre les cellules épithéliales et endothéliales (1).

Mac Callum, par la même méthode, a décrit la structure de la substance contractile des fibres cardiaques d'une façon un peu spéciale, corroborée par le mode de développement qu'il a également indiqué, mais dont tous les résultats n'ont pas été confirmés par les recherches d'autres auteurs (Godlewski, Marceau). Voici un résumé de ses conclusions.

Le sarcoplasma qui entoure les faisceaux de fibrilles est divisé en *disques*, dont les plans horizontaux de séparation correspondent à leurs séries transversales de disques minces et dont les contours forment de fines lignes droites ou légèrement festonnées, séparant longitudinalement ces faisceaux de fibrilles. Dans une cellule, il peut arriver que les divers faisceaux de fibrilles ne soient pas en striation concordante, c'est-à-dire que leurs disques minces ne soient pas situés au même niveau; c'est dans ce cas que les contours des *disques sarcoplasmiques* forment des lignes festonnées dont les parties saillantes et rentrantes s'unissent alternativement aux disques minces des faisceaux de fibrilles contigus.

Sur les coupes transversales des fibres cardiaques, on reconnaît que les *disques sarcoplasmiques* entourant les faisceaux de fibrilles ne sont pas simples, mais divisés en quatre ou cinq disques secon-

(1) L'existence de ces ponts protoplasmiques observés par Przewoski et Mac Callum n'a pas été confirmée par les travaux des auteurs plus récents (Hoche, Hoyer, Heidenhain). Lors de mes recherches sur les fibres de Purkinje [31], j'ai moi-même traité des fragments de cœur de mouton par la méthode de Kolossow pour chercher à mettre en évidence ces formations entre les cellules constitutives de ces fibres. J'ai constaté que ces éléments subissaient par cette méthode des rétractions considérables : les cellules de Purkinje, primitivement contiguës, étaient complètement séparées les unes des autres, et les fibres cardiaques elles-mêmes étaient souvent rompues en fragments irréguliers, unis quelquefois par de minces filaments constitués soit par quelques fibrilles soit surtout par du protoplasma interfibrillaire étiré lors de la rétraction de la masse des fibrilles. En somme, je considère comme artificiels les ponts protoplasmiques observés par Mac Callum (Voy. chap. IV, § V, et pl. XVII, fig. 11, 12 et 13).

daires formant une sorte de rosette au centre de laquelle est le faisceau de fibrilles. Le sarcoplasma central périnucléaire est également divisé en disques, mais ces derniers sont irréguliers et plus larges que les disques sarcoplasmiques entourant les faisceaux de fibrilles.

La surface limitante des cellules est formée par les contours des disques sarcoplasmiques qui s'étendent à la périphérie des faisceaux superficiels de fibrilles ; ces contours se présentent comme une série de petits arceaux s'insérant au niveau des disques minces et formant ainsi une sorte de membrane cellulaire (1).

La même année, Hoche [20] reprend l'étude des lignes de ciment intercellulaires des fibres cardiaques par les méthodes de fixation au sublimé et de coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, et arrive à des résultats passablement différents des précédents, d'ailleurs identiques à ceux que j'ai obtenus moi-même par les mêmes méthodes.

Ces bandes transversales de ciment, qui ont une épaisseur un peu plus faible que celle des disques épais des fibrilles, occupent constamment la place d'une série unique de disques minces situés à des niveaux différents, de telle sorte qu'elles affectent, dans leur ensemble, l'aspect de marches d'escalier.

Par la coloration à l'hématoxyline ferrique suivie d'une assez forte différenciation et sous un fort grossissement, elles se laissent résoudre en une série de petits bâtonnets fortement colorés en noir bleuâtre, plongés dans une substance homogène un peu moins fortement colorée. En raison de leur constitution, il les a désignées sous le nom de *zones de bâtonnets*.

Les bâtonnets sont placés exactement en face des disques épais des fibrilles situées de part et d'autre, mais ils en sont séparés par le faible intervalle d'une bande claire.

Hoche a observé, dans la même fibre cardiaque, des segments en état de contraction, et en état de relâchement, séparés par ces *zones de bâtonnets*, lesquelles constitueraient ainsi de véritables

(1) Je fais remarquer ici que ces dernières formations ont été décrites par certains auteurs (Ramon y Cajal, Hoche, Heidenhain) comme un *sarcolemme superficiel* et que vraisemblablement les *sarcolemmes intermédiaires* décrits par M. Heidenhain [19] ne sont aussi que les lignes de contour des disques sarcoplasmiques contigus entourant deux faisceaux voisins de fibrilles.

Peut-être faut-il attribuer la formation des disques sarcoplasmiques, qui n'apparaissent pas avec d'autres méthodes de fixation, à une rétraction considérable du sarcoplasma se condensant en minces membranes qui forment leurs lignes de contour.

barrières d'un segment à l'autre, tout au moins au point de vue fonctionnel. Pour lui, ce ne sont d'ailleurs que des limites incomplètes de ces segments (cellules cardiaques des auteurs) dont les sarcoplasmas communiqueraient entre eux par les intervalles compris entre les bâtonnets.

Enfin cet auteur, sans avoir eu connaissance du travail de Ramon y Cajal, signale, autour des fibres cardiaques, l'existence d'une mince membrane festonnée ayant une disposition identique au sarcolemme qui entoure les fibres striées des muscles volontaires. Sur des coupes longitudinales, elle se présente sous forme de fins arceaux très réguliers s'insérant au niveau des disques minces. Il ne se prononce pas sur sa signification et ne sait si elle a la valeur d'une membrane cellulaire ou bien si elle dérive du tissu conjonctif, bien que pour lui il n'existe pas de relation de continuité entre elle et le tissu conjonctif intertrabéculaire.

Meigs, en 1896 [37], décrit la disposition des capillaires par rapport aux fibres musculaires cardiaques de l'Homme. D'après lui, ceux-ci ne sont pas seulement situés entre les fibres cardiaques qu'ils entourent d'une sorte de réseau en les échancrant parfois, mais encore, dans certains cas, ils les traversent directement par leur centre (1).

Cette disposition qui n'existe pas chez le fœtus et qui apparaît, à une époque non encore déterminée, serait, d'après l'auteur, en rapport avec l'apparition des grains de pigment autour des noyaux des fibres cardiaques.

En 1898, Glaser [17] reconnaît, comme Hoche, l'existence, autour des fibres cardiaques, d'un sarcolemme distinct du tissu conjonctif interfasciculaire (*perimysium internum*). Ce sarcolemme est beaucoup plus délicat que celui des fibres musculaires striées ordinaires. L'auteur n'a pu le mettre en évidence dans aucune région du cœur atteint de myocardite segmentaire, et même cette enveloppe n'apparaît pas dans toutes les préparations de cet organe à l'état normal où l'on a réussi à l'observer dans certaines régions.

Arnold [2], après avoir rappelé les vues des divers auteurs sur la constitution des fibrilles striées, décrit sommairement les fibres musculaires cardiaques de la Grenouille et de l'Homme. Il reconnaît

(1) Cette curieuse disposition anatomique n'a pas été confirmée par les recherches d'autres auteurs. Il est probable qu'elle n'est que la conséquence d'une illusion produite par le passage d'un capillaire au niveau de l'angle formé par l'anastomose de deux fibres. C'est l'interprétation que donne von Ebner tout en citant cet auteur (Voy. *Hand. d. Geweb. d. Mensch.*, p. 608).

à leurs fibrilles constitutives une structure granuleuse, les granulations brillantes d'une fibrille étant unies entre elles et à celles des fibrilles voisines par de minces filaments longitudinaux et transversaux. D'après cet auteur, le sarcoplasma aurait non seulement une fonction nutritive, mais encore jouerait un certain rôle dans la contraction.

La même année, Minervini [40] fait des recherches sur la musculature cardiaque de toutes les classes de Vertébrés, et il arrive aux résultats suivants : chez les Poissons et les Reptiles, les éléments ont en général la forme de cylindres ou de fuseaux très semblables aux cellules fibrillaires striées des Invertébrés ; chez les Oiseaux et les Mammifères, les éléments sont au contraire des cellules courtes, cylindriques ou aplaties, souvent ramifiées; chez les Amphibiens enfin, on trouve les deux formes d'éléments. Il trouve, contrairement à Biedermann, que les cellules cardiaques de l'Homme et des Mammifères d'une part, celles des Oiseaux d'autre part, ne présentent pas de différences essentielles. Mais, chez un même animal, les cellules cardiaques présentent de légères différences suivant l'âge et la région du cœur d'où elles proviennent, différences qui proviennent vraisemblablement des stades différents de développement où elles se trouvent.

L'auteur donne une description précise des cellules musculaires cardiaques chez le fœtus humain, le nouveau-né, l'adulte et enfin le vieillard. Il faut y noter deux points intéressants :

1° Chez l'Homme adulte ou parvenu à un âge avancé, il existe deux types de cellules musculaires cardiaques. Les unes, de grandes dimensions, avec des faisceaux fibrillaires périphériques se colorant fortement (faisceaux primaires) et des faisceaux centraux plus petits mais facilement colorables (faisceaux secondaires), forment presque la totalité de la musculature des ventricules; les autres, plus petites, plus riches en sarcoplasma, pourvues seulement de faisceaux fibrillaires périphériques et rappelant bien plus la forme tubulaire embryonnaire, se trouvent en plus grand nombre dans la paroi des oreillettes.

2° Le tissu conjonctif interfasciculaire, abondant aussi bien dans les ventricules que dans les oreillettes, est habituellement visible autour de chaque cellule musculaire, de sorte qu'il a l'apparence et la valeur d'une membrane limitrophe comme un vrai sarcolemme, quoique d'origine extracellulaire.

Récemment, von Ebner [12], dans une communication faite au mois de décembre 1900, se prononce pour la continuité absolue des fibrilles à travers toute la longueur des fibres musculaires formant un réseau dans le cœur des Mammifères et qui, selon lui, se termi-

nent par des extrémités effilées, soit sur les anneaux fibreux des quatre orifices, soit au sommet des muscles papillaires (1).

Il explique d'une autre façon les faits apportés par les auteurs, en faveur de l'existence des lignes cimentaires traversant les fibres en interrompant la continuité de leurs fibrilles constitutives :

1° Les prétendues lignes cimentaires visibles dans les préparations à l'argent proviennent de plis ou de déchirures des fines membranes de tissu conjonctif (périmysium) qui entourent les fibres cardiaques et au niveau desquels le nitrate d'argent s'est réduit. De telle sorte que cette première espèce de lignes, visibles également après l'action un peu prolongée de l'acide acétique à 0,5 p. 100, sont extérieures à la substance contractile des fibres. L'auteur cite des expériences très ingénieuses et très probantes pour justifier son opinion.

2° Les autres lignes cimentaires qui, contrairement aux précédentes, existent réellement dans la substance contractile et que les auteurs précédents ont décrites comme *ponts intercellulaires* ou *zones de bâtonnets*, ne sont certainement pas des lignes cimentaires, mais bien des *stries d'épaississement* qui apparaissent lors de la mort des fibres, en nombre et en épaisseur variables, par suite de contractions anormales désignées par Exner et Rollett sous le nom de contractions de plissement (« Schrumpfcontraction ») et dont Schäffer (2) a observé la production dans les fibres des muscles volontaires.

3° En ce qui concerne la fragmentation des fibres cardiaques fraîches sous l'action de la solution de potasse caustique à 40 p. 100, von Ebner fait remarquer que dans ces conditions, les fibres se transforment en une masse gélatineuse cassante, tandis que leur périmysium est dissous. Lors des tentatives d'isolement par pressions ou tractions, les ruptures se produisent dans les régions les moins résistantes, c'est-à-dire aux anastomoses latérales, ce qui isole en général des fragments à un ou deux noyaux, mais on peut parfois en obtenir de beaucoup plus longs en prenant certaines précautions.

4° La fragmentation des fibres cardiaques qui se produit dans la maladie connue sous le nom de *myocardite segmentaire de* Renaut s'explique par l'apparition de stries d'épaississement amenant dans leur région une fragilité particulière de ces éléments.

5° Pour montrer encore la continuité des fibrilles dans les fibres cardiaques adultes, l'auteur s'appuie sur leur histogenèse et constate

(1) Paladino, en 1876 [41], a décrit des faisceaux musculaires qui, de l'oreillette, pénètrent directement dans le ventricule, et Gaskell en a observé de semblables chez la Grenouille et la Tortue.

(2) *Sitzungsb. d. Wien. Acad.*, vol. CII, p. 42.

que, pendant leur développement, les fibrilles contractiles qui apparaissent se prolongent sans interruption par-dessus plusieurs cellules, tandis qu'on ne voit jamais de cellules coupées transversalement. Il fait remarquer aussi que les lignes cimentaires, si elles existaient, gêneraient singulièrement la contraction du cœur, qui doit être rapide et énergique.

6° Von Ebner proclame enfin que le fait que les fibres de Purkinje sont formées de cellules manifestement distinctes, ne peut être invoqué pour soutenir la théorie cellulaire des fibres cardiaques, car elles n'ont rien à faire avec le développement typique de ces dernières. D'ailleurs, dans ces formations, les faisceaux de fibrilles striées se continuent aussi sans interruption par-dessus les rangées de leurs cellules constitutives.

Au mois de mars 1901, Hoyer [22] présenta une communication à l'Académie des sciences de Cracovie dans laquelle, comme von Ebner, il reconnaît la continuité des fibrilles dans les fibres cardiaques embryonnaires et adultes ainsi que dans les travées de Purkinje. Cependant, il ne peut pas affirmer comme cet auteur que toutes les fibres cardiaques, et spécialement celles qui se développent aux dépens des travées de Purkinje qui s'enfoncent dans le myocarde, se terminent au sommet des muscles papillaires ou sur les anneaux fibreux. Il a observé dans les travées de Purkinje, par la méthode de coloration à l'hématoxyline ferrique, des lignes brisées noires fortement marquées, à direction transversale, limitant leurs cellules constitutives et qu'il compare à celles qui existent dans les fibres cardiaques adultes. D'ailleurs, s'il admet comme von Ebner que certaines lignes transversales qui existent sur le trajet des fibres cardiaques adultes ne sont que des stries d'épaississement, d'autres lui semblent être, par suite de leur largeur, de la régularité de leur position, des lignes cimentaires véritables ou ponts intercellulaires des auteurs. Il a observé que ces dernières formations sont beaucoup plus rares dans les cœurs de nouveau-nés que dans les cœurs d'adultes.

En somme, dans cette communication, Hoyer reste indécis au sujet de la constitution de la fibre cardiaque, puisqu'il admet en partie l'opinion des anciens auteurs (existence des lignes cimentaires) et en partie celle de von Ebner (continuité des fibrilles à travers ces lignes de ciment).

Au mois de septembre 1901 parut un important travail de M. Heidenhain [19] sur les fibres cardiaques et dont il avait déjà communiqué les principaux résultats au Congrès de Bonn puis à la Société d'histoire naturelle de Tübingen.

1° En ce qui concerne la structure des fibrilles cardiaques, l'auteur, par les méthodes de fixation prolongée au sublimé et de coloration à l'hématoxyline au vanadium, signale dans le milieu du disque biconcave ou strie claire de Hensen (H) [disque (Q*h*) de la nomenclature allemande] l'existence d'une mince bande qu'il appelle, à cause de sa position, *membrane moyenne* (M). Cette mince bande est analogue, d'après lui, au disque mince d'Amici (D*m*) [membrane fondamentale ou disque (Z) de la nomenclature allemande], c'est-à-dire qu'elle unit transversalement les fibrilles, mais elle est plus ténue.

2° M. Heidenhain a mis en évidence le sarcolemme des fibres cardiaques d'une façon merveilleuse à l'aide de la méthode de coloration indiquée précédemment et il en donne une description identique à celle de Hoche. Dans ces conditions, le sarcolemme ainsi que les disques minces d'Amici (D*m*) ou membranes fondamentales (Z) et le tissu conjonctif interfasciculaire sont colorés en bleu-indigo plus ou moins foncé, tandis que le reste de la substance musculaire est coloré de l'orange au brun-sépia. Il déclare que ce sarcolemme est constitué par une simple pellicule protoplasmique, et qu'il lui manque la couche superficielle spéciale, élastique, que l'on rencontre dans les fibres musculaires du squelette, mais il reste muet à propos des relations que cette membrane peut contracter avec le tissu conjonctif interfasciculaire.

3° M. Heidenhain décrit longuement la disposition en escaliers des lignes cimentaires ou zones de bâtonnets, qu'il appelle *pièces intercalaires* (« Shaltstüke »). Il décrit en outre, sur le trajet des fibres cardiaques, de très petites pièces intercalaires, non encore observées par les auteurs (1), irrégulièremement placées et qui forment de *petits escaliers*, tandis que les autres en constituent de grands. Il ne peut regarder les pièces intercalaires grandes et petites comme représentant des limites cellulaires, car en suivant les contours qu'elles déterminent par leur présence dans les fibres cardiaques, on obtient des segments très différents les uns des autres comme nature et comme aspect qui n'ont rien à voir avec des cellules. En effet, s'il en est qui sont nucléés et ont des formes assez régulières, il en est d'autres qui, ou bien sont dépourvus de noyaux et ne comprennent longitudinalement que quelques éléments musculaires, ou bien sont formés de quelques fibrilles très longues, ou bien enfin comprennent dans le sens transversal plusieurs fibres anastomosées

(1) Dans l'une des préparations qu'a eu l'obligeance de remettre M. Hoche, et qui date de 1897, il y en a de très nettes.

latéralement. Ainsi, pour M. Heidenhain, les cellules cardiaques, telles que les ont décrites les auteurs n'existent pas, d'autant plus qu'à l'origine le cœur est formé de cellules soudées en une sorte de syncytium dans lequel se développent des fibrilles striées continues.

Il a observé, comme Hoche, que les pièces intercalaires présentent des parties différenciées sous forme de bâtonnets, et aussi qu'elles sont limitées sur leurs deux faces par les membranes fondamentales ou disques minces des éléments musculaires des fibrilles qui sont en contact avec elles. Il se base sur cette dernière particularité de structure pour réfuter la théorie de von Ebner, sur la continuité absolue des fibrilles dans les fibres cardiaques. En effet, dit-il, « si les pièces intercalaires ne sont que des stries d'épaississement ou contractions d'une série transversale d'éléments musculaires, il doit apparaître contre les membranes fondamentales qui les limitent, des demi-bandes de contraction, ce qui n'arrive jamais. D'autre part, les pièces intercalaires opposent aux ondes de contraction des muscles mourants un obstacle souvent invincible et on les voit alors, ainsi que l'avait observé Hoche, séparer dans une fibre cardiaque une région au repos d'une région en contraction ».

Du fait que les pièces intercalaires sont disposées comme les marches d'un escalier, c'est-à-dire que projetées dans la direction de la fibre, elles se juxtaposent sans se recouvrir jamais et de ce que d'autre part, elles sont intercalées entre deux membranes fondamentales ou disques minces, il s'ensuit que les différentes portions de fibres situées à leur niveau sont en striation discordante, disposition qui favorise l'apparition de fentes longitudinales entre deux marches consécutives d'un escalier. Ces fentes, qui divisent ainsi les fibres cardiaques en fascicules de fibrilles ou fibres filles, sont tapissées par un sarcolemme intermédiaire présentant absolument les mêmes caractères que celui qui enveloppe les fibres mères et qui se clive lors de la disjonction des fascicules filles. D'ailleurs, ces fentes ont des longueurs assez faibles et ne dépassent pas en général les pièces intercalaires qu'elles atteignent; c'est pourquoi les fibrilles musculaires préalablement disjointes sont reformées en de nouveaux faisceaux par les pièces intercalaires. De la sorte, celles-ci se tiennent dans un rapport étroit avec la fasciculation et l'anastomose successive des fibres cardiaques et apparaissent en général aux nœuds du plexus qu'elles forment. De plus, comme cette fasciculation et cette anastomose des fibres cardiaques affectent une certaine régularité, il en résulte que les pièces intercalaires formant les grands escaliers sont à peu près également espacées et limitent

en général des segments où sont répartis assez régulièrement les noyaux des fibres, ce qui amena les anciens auteurs à cette conception que les fibres cardiaques sont formées de cellules rangées les unes derrière les autres.

Outre les pièces intercalaires à faces parallèles, M. Heidenhain en a observé d'autres qui sont irrégulières et se trouvent sur les anastomoses unissant obliquement deux fibres larges. La striation, exactement transversale sur l'une des fibres principales, se poursuit obliquement pendant un certain trajet sur la branche anastomotique, puis y devient transversale, le raccord entre ces deux régions se faisant par des pièces intercalaires en forme de coin et en contact les unes avec les autres.

En ce qui concerne le développement des pièces intercalaires, M. Heidenhain n'apporte aucun fait précis. Il n'a pu en constater la présence chez un jeune Enfant de sept mois, tandis que chez un Veau, il a pu en mettre en évidence de nombreuses, mais qui étaient très petites et se coloraient difficilement.

Enfin, d'après M. Heidenhain, *les pièces intercalaires chez les jeunes animaux, sont destinées à l'accroissement longitudinal intercalaire des fibres cardiaques, c'est-à-dire qu'elles sont pour elles ce que les plaques cartilagineuses des épiphyses sont pour les os longs.* Pour cela, lorsqu'une pièce intercalaire a acquis une épaisseur un peu plus grande que la hauteur d'un élément musculaire, sa plus grande partie se différencie et donne naissance à une série de nouveaux éléments musculaires, tandis que l'autre portion reste indifférente et peut, après s'être accrue, se différencier de nouveau. Chez les adultes, les pièces intercalaires ne seraient que des parties restantes indifférentes, d'une épaisseur plus faible que la hauteur d'un élément musculaire et incapables de se transformer désormais en substance striée. D'ailleurs ce mode d'accroissement des fibres permet d'expliquer la disposition des pièces intercalaires en escaliers irréguliers, par la différenciation des éléments musculaires qui se serait produite dans une plaque primitivement transversale, soit vers l'une de ses faces, soit vers l'autre.

A l'appui de sa théorie, Heidenhain donne la preuve suivante :

Le cœur croît, à partir de la naissance, en conservant exactement sa forme qui est très compliquée, ce qui ne peut avoir lieu que si la croissance des fibres s'effectue dans toutes leurs parties. Or, cette condition peut être réalisée de deux façons : soit par division d'éléments musculaires au niveau de leur membrane moyenne (M) qui deviendrait une membrane fondamentale (Z), soit par formation de nouveaux éléments musculaires aux dépens des pièces intercalaires.

L'auteur élimine la première supposition en se fondant sur ce que dans un muscle en fonction continuelle, l'accroissement a lieu uniquement par ses extrémités, comme il a pu l'observer dans les muscles de la queue des larves de Triton. Dans ces conditions, le cœur étant précisément en fonction continuelle ne peut s'accroître que dans les régions de ses fibres en contact avec les pièces intercalaires, lesquelles ont la propriété de se colorer très fortement par les couleurs d'aniline, tout comme les extrémités des faisceaux primitifs des muscles des larves de Triton. Il se défend toutefois de vouloir comparer, au point de vue morphologique, les segments des fibres musculaires cardiaques et les faisceaux primitifs chez les larves des Tritons, car, dit-il, on sait, et les recherches de von Ebner l'ont établi de nouveau, que les extrémités naturelles des fibres musculaires cardiaques sont sur les anneaux fibreux ou au sommet des muscles papillaires. Il y a plutôt une analogie physiologique entre les extrémités des segments des fibres musculaires cardiaques et les extrémités des faisceaux primitifs chez les larves des Tritons, en tant que dans les deux cas, ces parties sont en état de croissance.

Godlewski (1) fait la remarque suivante à propos des opinions opposées de von Ebner et de Heidenhain : « La solution de continuité des fibrilles (cardiaques) n'est pas en harmonie avec les recherches histogéniques. »

Signalons enfin une excellente étude des fibres musculaires cardiaques par von Ebner [13] dans laquelle cet auteur expose d'une façon très claire et très complète les données actuelles sur cette question d'après les travaux parus jusqu'à la fin de l'année 1901 et dont il rappelle les points les plus importants. Il insiste en particulier sur les fameuses *lignes cimentaires* des auteurs qu'il considère, ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, soit comme des *stries d'épaississement* résultant de contractions locales anormales qui se produisent lors de la mort des fibres, soit comme des *plis* ou *déchirures* de fines pellicules du *perimysium internum*. Je ne veux pas rappeler ici les raisons qu'il avait données d'abord dans sa communication à l'Académie des sciences de Vienne [12] et qu'il développe de nouveau pour appuyer son opinion, me réservant de les discuter dans le cours de mon exposé proprement dit (2). Von Ebner admet

(1) Godlewski (E. J.), Die Entwicklung des Skelet und Herzmuskelgewebes der Saügethiere (*Arch. f. mik. Anat.*, Bd LX, 1902, p. 147).

(2) Dans une courte communication du 2 décembre 1902 [13 *bis*], von Ebner cherche de nouveau à confirmer sa théorie des lignes cimentaires. Il réfute d'abord l'opinion de M. Heidenhain (*accroissement intercalaire des fibres cardiaques*) en faisant remarquer, comme je l'avais déjà fait [31], que les soi-

que chez les Vertébrés supérieurs les fibrilles sont absolument continues et que les fibres ont leurs extrémités naturelles effilées, soit au niveau des anneaux fibreux, soit au sommet des muscles papillaires. Pourtant, selon lui, des extrémités naturelles effilées de fibres cardiaques peuvent se rencontrer dans l'intérieur de la musculature du cœur. En effet, chez le Poulet, il a pu isoler, à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique, des extrémités effilées de fibres musculaires; mais chez le Mouton et surtout chez l'Homme, il n'a obtenu que des résultats douteux, de sorte que ce point demande de nouvelles recherches.

Chez les Vertébrés inférieurs, au contraire, il admet, dans les travées musculaires cardiaques, l'existence de cellules musculaires striées effilées à leurs extrémités et ressemblent, à part leur striation, à des cellules musculaires lisses. Cependant, chez la Grenouille et le Gardon, il a reconnu que les cellules s'anastomosent en réseaux par des prolongements comme chez les Mammifères et que les fibrilles se continuent sans interruption d'une cellule dans l'autre (1).

disant lignes ou stries manquent justement là où l'on devrait avant tout les attendre si elles avaient quelque chose à faire avec la croissance des fibres, c'est-à-dire chez les cœurs d'embryons. En outre, à l'aide du microscope polarisant, il a reconnu que les stries de ciment sont isotropes comme les bandes claires [(BC) ou (J)] qui les séparent des disques épais voisins [(D*e*) ou (Q)], caractère qui appartient à une strie de contraction et non à un élément musculaire qui devrait contenir dans son milieu un disque anisotrope [(D*e*) ou (Q)]. Il rappelle que la formation de quelques stries de contraction qui ne se détendent plus, tandis que les parties voisines de la fibre musculaire se contractent encore, n'a rien à faire avec une contraction musculaire normale et qu'on peut l'observer chez les muscles mourants des Mouches (Rollett l'a montré à l'auteur il y a vingt ans). Cependant, ce phénomène ne peut être observé directement dans le muscle cardiaque, mais il semble à von Ebner qu'il doit se produire d'une façon analogue. Il déclare enfin que les objections que j'ai élevées contre sa théorie [31] reposent essentiellement sur le malentendu qu'une strie de contraction anormale provenant d'un phénomène de mort, devait être parfaitement semblable à une strie de contraction d'une fibre musculaire fixée lors d'une contraction normale. On peut s'assurer, en lisant mon travail (p. 40), que j'ai formulé des objections de nature différente, et d'ailleurs on verra plus loin que j'en ajoute d'autres auxquelles il est difficile de répondre.

(1) Cela revient à dire qu'il n'existe pas de limites cellulaires dans les travées musculaires cardiaques, c'est-à-dire que les cellules y forment un véritable syncytium. Avant la publication du travail de von Ebner, j'avais reconnu, par la méthode des coupes [34], que de tels réseaux sont extrêmement fréquents dans les cœurs des Poissons, des Batraciens et des Reptiles, si bien que j'avais d'abord mis en doute l'existence d'extrémités cellulaires pointues. Je considérais celles que j'avais observées, assez rarement d'ailleurs, comme des faisceaux de fibrilles qui, se rendant dans un

Il rappelle d'ailleurs que SCHIEFFERDECKER (1) a très bien représenté des cellules musculaires à extrémités ramifiées chez la Grenouille et que FLEMMING (2), chez les larves de Salamandres, n'a pu voir de limites cellulaires, c'est-à-dire que la musculature cardiaque forme un plexus continu à larges mailles.

Enfin von EBNER décrit, sous l'endocarde de l'Homme, des fibres musculaires spéciales, reconnaissables à la masse considérable de sarcoplasma qu'elles renferment et aux étranglements placés au niveau des intervalles de leurs noyaux.

Elles constituent pour cet auteur des formes de transition aux véritables fibres de PURKINJE qui n'existent cependant pas chez l'Homme (Voy. fig. 1257). C'est par suite de la confusion de ces fibres cardiaques très riches en sarcoplasma avec les véritables fibres de PURKINJE, que ces dernières formations ont été décrites chez l'Enfant nouveau-né par HENLE et chez l'Homme adulte par GEGENBAUR (3), tandis que tous les autres auteurs n'ont fait que des constatations négatives.

II

Développement des fibres cardiaques.

Jusqu'à ce jour, il n'y a eu que peu de travaux relatifs à l'histogenése de la fibre musculaire cardiaque des Vertébrés, et encore les résultats obtenus ne sont pas absolument concordants. D'ailleurs, les quelques auteurs qui se sont occupés de cette question ont borné leurs recherches aux Mammifères ou aux Oiseaux et ils ont à peu près complètement laissé de côté les Reptiles, les Batraciens et les Poissons.

WEISSMANN, en 1861 [87], s'appuyant sur des recherches faites chez les Mammifères et les Oiseaux, admit que les fibres cardiaques se développent aux dépens de grandes cellules embryonnaires polygonales qui prennent plus tard la forme de fuseaux et finalement se fusionnent les unes avec les autres (4).

autre plan que celui de la coupe, avaient été tranchés obliquement par le rasoir.

(1) *Gewebelehre*, Bd II, p. 113.

(2) *Ergebn. d. Anat. u. Entwiklung.*, Bd VIII, p. 425.

(3) GEGENBAUR (C.), Notiz über das Vorkommen Purkinjes'cher Fäden (*Morphol. Jahrb.*, Bd III, p. 633).

(4) WEISSMANN s'est exprimé ainsi : « Die Zellen aber, aus welchen er (der Balken) beim Embryo zusammengesetzt war, verschmelzen zu einer Anzahl von Bündeln, welche ganz wie die Balken im Grossen, so hier innerhalb des Balkens mannigfach untereinander anastomosiren und ein Netzwerk mit kürzeren oder längeren Maschen bilden. »

A la même époque, Schwann, Valentin, Henle, Kölliker adoptent cette opinion qui règne presque sans contestation.

De sorte que pour tous ces auteurs, comme le dit Rouget [48], « les organes contractiles ne se constituent que graduellement, par la soudure, la fusion successive de centres de formation primitivement isolés et distincts les uns des autres ».

Kölliker [76] prétendait même, en 1859, avoir mis en évidence, dans le cœur de l'embryon de Lapin du neuvième jour, des cellules musculaires sous forme d'éléments fusiformes, bifurqués en V à l'une de leurs extrémités ou même rameux. Ces cellules étaient munies d'un noyau nucléolé à sa partie centrale et entouré d'un protoplasma renfermant des granulations disposées en séries linéaires. Au dixième jour, il aurait vu apparaître de véritables fibrilles striées transversalement. Chez un embryon humain de neuf semaines, il a isolé et dessiné des cellules musculaires fusiformes ou étoilées (1) (*Geweb. d. Mensch.*, 3e édit.). Cet auteur signale aussi un fait important, c'est que, jusqu'au milieu de la vie intra-utérine chez l'Homme, il se forme, par prolifération, de nouvelles cellules cardiaques aux dépens des cellules préexistantes. Ultérieurement, le développement se ferait simplement par l'extension et l'accroissement dans toutes les dimensions des éléments préexistants du cœur.

Gastaldi, en 1862 [70], comprend le développement des fibres cardiaques tout autrement que Weissmann. Pour lui, en effet, les fibres cardiaques ne se forment pas par fusion de cellules primitivement distinctes, mais bien par l'accroissement (principalement en longueur), et la division de cellules embryonnaires, exactement comme pour les fibres des muscles ordinaires, c'est-à-dire qu'elles représentent aussi des cellules allongées à plusieurs noyaux. A l'aide de la solution de potasse caustique, il a constaté que chez un Pigeon de vingt-trois jours, le nombre des cellules à deux noyaux dépassait déjà le nombre des cellules à un noyau. Chez un Pigeon de cinq semaines, les cellules à un noyau étaient très rares, celles à trois noyaux nombreuses ; il existait aussi des cellules à quatre noyaux, déjà allongées en fibres, ainsi que de nombreuses fibres déjà complètement développées, pourvues de nombreux noyaux et prêtes à se diviser.

(1) Ces résultats ne doivent pas nous surprendre, étant donné les méthodes avec lesquelles ils ont été obtenus. Si, en effet, la solution de potasse caustique à 40 p. 100, ou même l'alcool au tiers sont capables, avec de légères actions mécaniques consécutives, de fragmenter les fibres cardiaques adultes, il n'est pas étonnant qu'ils puissent agir de même et avec bien plus de facilité, sur les éléments correspondants si délicats des très jeunes embryons.

L'année suivante (1863), Aeby [63] déclare que les vues de Gastaldi sur le développement des fibres musculaires cardiaques chez les Vertébrés supérieurs, sont la conséquence d'une illusion provenant de l'emploi de la solution concentrée de potasse caustique, qui, selon lui, font pâlir les lignes de séparation des cellules constituant les fibres cardiaques et les rend presque invisibles. D'après ses expériences, les fibres cardiaques se forment par la fusion de cellules ainsi que l'a indiqué le premier Weissmann ; cependant, il se représente autrement que cet auteur le mode de fusion, et il n'admet pas l'accroissement dans tous les sens de cellules fusiformes dont les extrémités seraient en rapport les unes avec les autres et soudées.

Rouget, au contraire, à la même époque [82], déclare que les prétendues cellules musculaires ramifiées et anastomosées n'existent pas plus là que les cellules soudées en séries linéaires n'existent dans les faisceaux primitifs des muscles striés ordinaires. Chez l'embryon de Poulet, vers la trente-sixième heure d'incubation, il a constaté que la tunique musculaire, interposée aux grandes cellules du péricarde et à celles de l'endocarde, forme un réseau complet à mailles entre-croisées, analogue à ce que l'on observe si nettement chez l'adulte dans les points les plus minces de la paroi des oreillettes. Ce réseau, très délicat, est essentiellement constitué par des *stries fibrillaires*, *granuleuses*, *pâles*, empâtées dans une substance conjonctive, homogène, parsemée de granulations moléculaires graisseuses, brillantes, et de noyaux nombreux et rapprochés, moins cependant que dans les muscles de la vie animale (1). A cette époque, les fragments du réseau dilacérés et munis de noyaux présentent l'aspect des prétendues cellules ramifiées et anastomosées (2).

(1) Il faut rappeler que, pour Rouget, les noyaux appartenaient au tissu conjonctif et étaient complètement indépendants des faisceaux de fibrilles, lesquelles constituaient l'élément anatomique spécial du tissu contractile.

(2) Étant donné le peu de perfectionnement des méthodes techniques qui existaient à cette époque, il est curieux de constater que cet auteur avait déjà vu exactement ce que d'autres plus récents ont pu observer plus complètement, il est vrai, mais avec des méthodes bien plus perfectionnées.

M. Heidenhain [18] a observé en effet, tout récemment, dans une coupe tangentielle de la paroi du cœur d'un embryon de Canard de trois jours, un réseau de cellules complètement fusionnées en un véritable syncytium délimitant quelques espaces vides et dans lequel existent des noyaux et des fibrilles striées en général complètement développées. C'est exactement ce qu'avait vu Rouget, à part la striation transversale nette des fibrilles.

Enfin, rappelons que Rouget a supposé le premier que, lors du développement des fibres, *les fibrilles se multiplient par division longitudinale* à la façon des faisceaux de fibrilles eux-mêmes (cylindres primitifs) (1).

En 1866, Fox [68], en étudiant le développement du cœur de Poulet a observé que les cellules embryonnaires, d'abord sphéroïdales, s'allongent ensuite pour devenir fusiformes ou ramifiées, puis s'anastomosent par leurs prolongements (quatrième jour d'incubation). Plus tard, apparaissent entre les travées musculaires striées, des éléments allongés, munis d'un noyau et dont la signification ne fut pas claire pour l'auteur. En somme, Fox n'admet pas, comme Weissmann, la fusion des cellules embryonnaires pour constituer les fibres, mais bien leur allongement avec anastomoses ultérieures (comme Eberth l'avait supposé).

La même année, Eckhard [67], avec le même objet d'étude, arrive à des résultats différents, analogues à ceux de Rouget. Selon cet auteur, la paroi cardiaque de l'embryon de Poulet entre le deuxième et le troisième jour d'incubation est formée d'un protoplasma finement granuleux renfermant des noyaux et dans lequel aucune limite cellulaire n'est visible (syncytium). A la fin du troisième jour apparaissent, dans la substance protoplasmique, une foule de fibres fines, irrégulières, qui s'anastomosent plus ou moins. A ce stade, on peut isoler des cellules rameuses, mais l'absence de membrane enveloppante, ainsi que l'irrégularité de leur forme doit inspirer des doutes sur leur nature. Enfin, d'après Eckhard, à partir de l'apparition des fibres, se produit la régression des noyaux qui diminuent peu à peu en nombre et en volume, pendant que celles-ci deviennent plus solides et que leur striation devient visible.

Wagener, en 1872 [86], a fait dans le cœur de l'embryon de Poulet de vingt-quatre heures d'incubation, une observation analogue à celle de Rouget. Comme lui, il n'y reconnaît pas l'existence de cellules musculaires distinctes. Dans le cœur des jeunes animaux, Wagener a vu souvent, sous l'endocarde, apparaître des extrémités de fibres musculaires striées. Elles s'étendent dans un protoplasma riche en noyaux, sous forme de bandes vitreuses homogènes, non

(1) Cet auteur s'exprime en effet ainsi : « Ceux-ci (faisceaux de fibrilles) peuvent à leur tour se segmenter encore et des générations plus ou moins nombreuses de faisceaux primitifs proviennent ainsi d'un seul cylindre embryonnaire. Quant aux stries fibrillaires primitives, devenues, par un simple accroissement de cohésion, de véritables fibrilles, elles croissent en nombre probablement par une segmentation analogue à celle des faisceaux eux-mêmes. »

striées, qui seraient pour lui les régions d'accroissement en longueur des fibres cardiaques.

Frédéricq, en 1875 [69], reconnaît aussi, comme Weissmann, le processus de fusionnement dans les cellules myocardiques embryonnaires (1). Mais, d'après lui, les fibrilles striées apparaissent *à la surface* des masses protoplasmiques à noyaux et, à mesure que celles-ci se développent, celles-là au contraire diminuent et enfin se forme une membrane-enveloppe, le sarcolemme. En somme, fibrilles et sarcolemme apparaissent donc comme produits de l'activité des cellules embryonnaires et non pas comme des modifications du protoplasma; c'est-à-dire que le développement des fibrilles musculaires est comparable à celui des fibrilles conjonctives (2).

Ranvier, en 1876 [81], a observé que le cœur du Poulet du troisième au quatrième jour de l'incubation ainsi que celui du Têtard de Grenouille du huitième au onzième jour après la mise en liberté de l'embryon, hors de la masse gélatineuse de l'œuf, se résolvent facilement en cellules, après qu'on leur a fait subir l'action de l'alcool au tiers ou de l'acide chromique dilué à 1 p. 10000.

Avec Malassez, et contrairement à L. Gerlach, à Eberth et à Langerhans, il a constaté que les cellules constitutives des fibres cardiaques embryonnaires, chez le Lapin, subissent un accroissement réel en se développant. Il suppose qu'il se produit aussi dans le myocarde des embryons, des éléments de nouvelle formation. Enfin, pour lui, la substance striée contractile se produit par une sorte de sécrétion du protoplasma cellulaire et n'est nullement le résultat d'une transformation *in situ* de cette matière.

La même année, Bernays [64] a isolé dans le cœur de l'embryon de Bœuf de 15 millimètres de long, à l'aide de la solution étendue d'acide chromique, des cellules fusiformes ou des cellules munies de ramifications plus ou moins nombreuses et effilées, analogues à celles que Weissmann a décrites dans le cœur de la Grenouille. Les premières existent surtout dans l'axe des grosses travées musculaires s'étendant en ligne droite, tandis que les secondes se trouvent

(1) Il dit en particulier : « Examiné à un grossissement de 500, il (myocarde d'un très jeune embryon) se montre composé des mêmes éléments que les muscles volontaires à la période correspondante : une masse granuleuse protoplasmique dans laquelle se trouvent plongés de nombreux noyaux. *Ici également les cellules embryonnaires paraissent s'être fusionnées.* »

(2) Ce mode de développement qui l'a conduit à une conception spéciale du tissu musculaire, déjà indiquée plus haut, n'est pas exact et presque tous les auteurs ont observé au contraire que les fibrilles apparaissent au sein même du protoplasma comme un produit direct de son activité.

dans les régions où les travées sont anastomosées en réseaux à mailles étroites.

Ces cellules, contenant un ou deux noyaux entourés d'une couche de protoplasma non différencié qui se prolonge dans les branches, renferment aussi, à leur périphérie, de fines granulations régulièrement ordonnées en séries linéaires et figurant une délicate striation. Parfois, les granulations n'existent que sur un des côtés de la cellule comme cela a lieu dans les muscles volontaires embryonnaires (fig. 8, *a*).

Enfin, certaines cellules ont un corps complètement protoplasmique et leurs branches seules renferment des granulations. Cet auteur a observé fréquemment, entre ces cellules musculaires embryonnaires, et après l'emploi de l'acide chromique dilué, des lignes à double contour d'un jaune brillant, non colorées par le carmin ou les couleurs d'aniline et qui donnent l'impression de lignes cimentaires. Il a constaté que les fibres musculaires cardiaques subissent, pendant la vie intra-utérine, un accroissement en diamètre tenant vraisemblablement au développement de nouvelles fibrilles, aux dépens de la zone centrale de protoplasma non différencié. Il a figuré aussi très nettement des terminaisons de fibres musculaires dans le tissu conjonctif de la face ventriculaire de la valvule mitrale d'un fœtus humain de cinq mois et demi, sous forme de fuseaux très effilés (fig. 11).

Goldenberg [74] et Tangl [85] ont observé, comme Ranvier et Malassez, que pendant la croissance normale des animaux, les fibres cardiaques augmentent de volume et qu'il en est de même dans l'hypertrophie du cœur. Tangl a aussi constaté la présence de mitoses non seulement chez les fœtus de Mammifères, mais encore chez les jeunes animaux quelque temps encore après la naissance, comme Hoyer et Solger l'ont aussi observé plus tard.

Marchesini et Ferrari, en 1896 [79], après avoir passé en revue les théories des divers auteurs sur la constitution des fibrilles striées, déclarent que la striation de la fibre musculaire n'existe pas en réalité et n'est qu'une apparence résultant de l'enroulement en spirale des fibrilles qui sont élastiques. (C'est la théorie que Rouget [48] avait exposée bien auparavant quoique d'une façon moins complète.) D'après eux, le développement des fibres striées se fait comme celui des fibres lisses, aux dépens de cellules embryonnaires (les *sarcoblastes*) qui se réunissent. Mais dans le premier cas, celles-ci s'allongent, leurs noyaux se multiplient et elles se changent finalement en fibrilles primitives (*primitive Fäserchen*, plutôt *cylindres primitifs* d'après la figure 17), *les*

noyaux disparaissant ensuite complètement (p. 149). Dans le second, au contraire, les sarcoblastes restent à leur état primitif. En somme, la seule différence entre ces éléments réside dans leur degré de développement. Dans les muscles ordinaires des embryons, les sarcoblastes fusiformes sont disposés en séries parallèles, tandis que dans le cœur, ils le sont en réseaux entre-croisés. Dans ce dernier cas, les sarcoblastes forment par leur développement des fibres à branches ramifiées parce que les fibres primitives ne donnent pas naissance à des fibres musculaires isolées, mais se séparant d'un seul faisceau, comme les doigts de la main ; elles deviennent aussi une portion d'autres faisceaux provenant de fibres voisines (1). Enfin, s'appuyant sur ce mode de développement, ils nient, dans le myocarde, l'existence de cellules striées disposées en rangées.

Mac Callum, en 1897 [77], a également étudié le développement des fibres cardiaques chez les embryons de Porc par la méthode de Kolossow (2). Les résultats de ses recherches sont les suivants :

1° La musculature du cœur se développe progressivement de la périphérie du myocarde (sous le péricarde) vers les couches profondes (voisines de l'endocarde). Les noyaux en voie de division par karyokinèse sont plus nombreux dans ces dernières régions.

2° Les cellules myocardiques embryonnaires qui constituent cette musculature par leurs anastomoses en réseaux, parcourent successivement cinq stades pendant leur évolution :

a. Cellules avec un simple réseau irrégulier ;

b. Cellules avec un réseau régulier consistant en larges disques sarcoplasmiques ;

c. Cellules dans lesquelles les larges disques sarcoplasmiques ont été cloisonnés avec formation de minces disques sarcoplasmiques ;

d. Cellules dans lesquelles les faisceaux de fibrilles se sont formés à la jonction des minces disques sarcoplasmiques les uns avec les autres ;

(1) Cette théorie du développement de la substance striée des fibres cardiaques ou ordinaires me paraît bien singulière (en particulier la transformation des sarcoblastes en cylindres primitifs, avec disparition complète des noyaux). La théorie de l'origine cellulaire des fibrilles ou mieux des cylindres primitifs avait déjà été soutenue par Margo, Moritz, Calberla et Kunkel d'Herculaïs, mais elle avait été ensuite abandonnée. Quant aux figures données par les auteurs, les unes (celles des planches) sont très peu nettes, les autres (celles intercalées dans le texte) me paraissent bien plus inspirées par des idées théoriques que par l'observation impartiale de bonnes préparations.

(2) Voy. la note du bas de la page 210.

e. Cellules adultes avec leur constitution décrites plus haut (1).

L'année suivante, Minervini [80] observe que chez l'Enfant nouveau-né, les fibres cardiaques sont formées par une seule assise de colonnes musculaires en forme de rubans entourant le cylindre central de sarcoplasma; c'est seulement après la naissance que de nouvelles colonnes musculaires apparaissent à l'intérieur de celles qui sont déjà formées. D'après cet auteur, les fibres cardiaques subissent un accroissement notable en épaisseur depuis la naissance: il a trouvé, en effet, comme diamètre moyen des fibres musculaires cardiaques chez le nouveau-né 8 à 9 μ, tandis que chez l'Homme adulte, ce diamètre atteint 20 à 25 μ.

En 1891, Solger [83] avait observé dans l'axe sarcoplasmique des fibres cardiaques de jeunes Cochons, des files serrées de 6, 8, 12 noyaux et il avait supposé, n'ayant pu remarquer une division mitosique de ces noyaux, qu'il s'agissait d'une multiplication par division directe ou amitose, d'autant plus que quelquefois deux noyaux consécutifs étaient unis par un mince filament.

En 1899, Hoyer [75] déclare que la conclusion de Solger n'est nullement fondée et que les résultats qu'il a obtenus tiennent à son procédé de fixation qui n'a pas été assez rapide. On observe toujours des noyaux en train de se diviser par mitose, si l'on a soin de fixer le myocarde encore chaud; si l'on attend, au contraire, quelque temps avant d'effectuer la fixation, on ne trouve plus de mitoses, mais bien ces files de noyaux décrites par Solger. Cet auteur, en étudiant de plus près la division mitosique des noyaux dans le myocarde de Veaux âgés d'un an, a observé le premier un *centrosome* ou diplosome au voisinage des noyaux et dans la direction de leur grand axe (2). Enfin, contrairement à ce qui a lieu dans les fibres cardiaques, il n'a jamais observé de noyaux en voie de division par mitose dans les fibres de Purkinje, et il attribue ce fait aux mauvaises conditions nutritives dans lesquelles sont placées ces formations (irrigation sanguine très imparfaite).

(1) Ces conclusions n'ont pas été confirmées par les recherches récentes de Godlewski et par les miennes qui sont contemporaines. D'ailleurs, Mac Callum affirme à tort que chez l'embryon de Poulet de trois jours d'incubation, dont le cœur bat déjà vigoureusement, il n'existe pas encore de fibrilles différenciées, tandis que Rouget (en 1863), Eckhard (en 1866), Chiarugi (en 1887), von Ebner (en 1902), ont constaté nettement la présence de fibrilles striées dans le cœur des mêmes embryons et que, d'autre part, comme je l'ai déjà dit plus haut, M. Heidenhain en a également observé chez l'embryon de Canard du même âge.

(2) Godlewski [73] a confirmé cette découverte et il a figuré, auprès des noyaux en karyokinèse, des centrosomes avec des rayonnements polaires.

L'année suivante, Solger [84], après les critiques de Hoyer, fait de nouvelles recherches chez un Veau de quinze jours, et il observe *à la fois des noyaux en voie de division directe et indirecte* (mitosique), ce dernier processus de multiplication étant cependant le plus fréquent.

Von Ebner, dans un travail déjà cité [65] admet comme je l'ai déjà dit plus haut, la continuité des fibrilles dans les fibres cardiaques des embryons de Mammifères ainsi que dans les travées de Purkinje. Il déclare que personne n'a réussi encore à montrer des cellules coupées transversalement et alignées l'une derrière l'autre dans la musculature typique du cœur d'un embryon, et, comme Rouget, que les prétendues cellules musculaires du cœur des embryons de Mammifères isolées par Kölliker en 1850, et par d'autres auteurs, ne sont que des fragments artificiels dont les extrémités portent la trace de ruptures violentes. Il a aussi observé le processus de fusionnement dans les cellules cardiaques embryonnaires.

Un peu plus tard, Hoyer, dans un travail également déjà cité [75 *bis*], arrive aux mêmes conclusions que von Ebner en ce qui concerne la musculature du cœur des Têtards de Grenouille et des embryons de Lapin. Il regarde comme très possible l'anastomose des myoblastes cardiaques par fusion de leurs prolongements se comportant comme les pseudopodes des Protozoaires (Rhizopodes).

Godlewski, dans deux importants mémoires très analogues, parus successivement en 1901 [72] et en 1902 [73], a décrit comparativement le développement de la musculature du tronc et celle du cœur chez les embryons de Mammifères (Cobaye, Lapin, Mouton) (1).

Chez l'embryon de Lapin âgé de plus de douze jours, le myocarde comprend deux couches : l'une, sous-péricardique, est plus avancée en développement que l'autre située au contact de l'endocarde. C'est dans cette couche profonde que le tissu embryonnaire se transforme en tissu musculaire cardiaque proprement dit. On y trouve, plongées dans une substance fondamentale passablement réfringente, des cellules à forme irrégulière, munies de nombreux prolongements fins, ramifiés et anastomosés, dont le protoplasma renferme de nombreuses et fines granulations colorables en bleu sombre par l'hématoxyline ferrique ou en rouge par l'éosine si la différenciation

(1) Je ne donne ici qu'un court résumé de ses conclusions relatives au muscle cardiaque parce que j'aurai l'occasion d'y revenir dans mon exposé, ayant obtenu en effet des résultats très semblables à ceux de cet auteur et à la même époque.

de la première coloration a été poussée trop loin (1). Ces cellules ou *myoblastes*, en se multipliant très activement, se rapprochent les unes des autres et s'anastomosent de plus en plus largement par leurs prolongements pour former un véritable *syncytium*.

Les fibrilles se forment dans les myoblastes, alors qu'ils sont encore presque indépendants les uns des autres, aux dépens des fines granulations colorées en bleu sombre par l'hématoxyline ferrique, qui se disposent en files et s'unissent à l'aide de fins filaments plasmiques colorés en rouge par l'éosine (*fibrilles élémentaires d'*Apathy, *fibrilles histologiques d'*Heidenhain). Par l'accroissement, l'épaississement et la différenciation de la structure interne de ces fibrilles, se fait en définitive la formation de deux espèces de substances et l'apparition de la striation [segments colorés en bleu sombre = disques (Q) ou (D*e*) unis par des segments colorés en rouge = disques (J) ou (B*c*)].

Lorsque le syncytium est constitué, les fibrilles s'étendent sur de longs espaces, indépendamment des limites des cellules d'origine. La direction des fibres est d'abord complètement irrégulière, puis elles se disposent de façon à former, dans une certaine mesure, une sorte de bâtisse, d'échafaudage pour les fibres musculaires. Les noyaux afférents ne paraissent appartenir à aucun territoire cellulaire bien limité, ils se multiplient par mitose. Les fibrilles se multiplient par division longitudinale.

Enfin, von Ebner, dans l'ouvrage déjà cité plus haut [66], décrit le développement des fibres cardiaques en s'appuyant sur les travaux parus jusqu'à la fin de 1901, ainsi que sur ses propres observations. Je me bornerai à mentionner ici les points les plus importants de ces dernières.

1° Chez un embryon de Poulet au troisième jour de l'incubation dont le cœur battait déjà, il a constaté que le myocarde, soudé au péricarde viscéral, mais non encore uni au canal endothélial, est réduit à une seule assise de cellules allongées, effilées à leurs extrémités ou quelquefois ramifiées. Sur le côté interne de cette couche de cellules, il existe de petites colonnes musculaires de fibrilles qui s'étendent probablement sans interruption sur le territoire de plusieurs cellules. (L'auteur ne dit pas que ces cellules sont soudées en un syncytium.)

2° Dans les premiers stades de son développement, le myocarde est formé par une sorte de réseau de colonnes fibrillaires dont les

(1) Bardeen puis Godlewski ont utilisé la présence de ces fines granulations pour distinguer les cellules musculaires embryonnaires (myoblastes des cellules conjonctives.

mailles renferment du sarcoplasma et des noyaux (restes des cellules formatives ou myoblastes). Dans ce réseau, il n'existe pas au début de véritables fentes ; celles-ci n'apparaissent seulement que lorsque les vaisseaux sanguins et le tissu conjonctif pénètrent dans le tissu fibrillaire différencié, commun aux rangées voisines de myoblastes.

On est mal renseigné sur la façon dont se produisent ces fentes entre les cellules musculaires ainsi que la pénétration du tissu conjonctif et des capillaires ; il en est de même sur la région où apparaissent de nouvelles fibres.

3° D'après lui, il n'est pas prouvé que pendant la période de division mitosique des noyaux, se produisent des divisions longitudinales des masses sarcoplasmiques à noyaux qui répondent aux cellules primitives de formation ; cependant il ne serait pas impossible que par des divisions longitudinales de la substance fibrillaire disposée en réseau, se produisent de nouvelles fentes et par suite de nouvelles mailles dans ce réseau des faisceaux musculaires cardiaques.

4° La disposition rétiforme des fibres cardiaques apparaît en même temps que la substance fibrillaire striée et leur constitution définitive ne résulterait pas d'un fusionnement des cellules formatives, mais bien d'une division partielle en fentes de la masse fibrillaire remplissant au début tous les intervalles entre les rangées de myoblastes. Cette division se produirait sous l'influence du développement des vaisseaux sanguins et du tissu conjonctif. Ce mode de développement, dit encore von Ebner, fait comprendre pourquoi les fibres cardiaques sont dépourvues de sarcolemme (1).

(1) Il s'agit bien entendu ici d'un sarcolemme comparable à celui des fibres musculaires volontaires, lequel se présente sous forme d'une membrane transparente et assez résistante, puisqu'on peut l'isoler par des moyens mécaniques.

CHAPITRE II

TECHNIQUE

I. — Objets d'étude.

Comme objets pour l'étude de la structure du cœur, j'ai pris, autant que possible, dans chacune des classes de Vertébrés, un ou plusieurs représentants des principaux ordres. Pour le développement, je me suis borné à choisir seulement un ou deux types dans chaque classe. Les tableaux récapitulatifs suivants indiquent pour chaque classe les espèces que j'ai examinées.

A. — *Structure du cœur.*

Poissons.

Gyclostomes		Lamproie de Planer (*Petromyzon Planeri*).
		— des fleuves (*Petromyzon fluviatilis*).
		— des rivières (*Petromyzon marinus*).
Sélaciens		Roussette à grandes taches (*Scyllium catulus*).
		Torpille marbrée (*Torpedo marmorata*).
Ganoïdes		Sterlet (*Acipenser ruthenus*).
Téléostéens :	Lophobranches	Hippocampe (*Hippocampus guttulatus*).
	Malacoptérygiens	Anguille (*Anguilla vulgaris*).
		Barbeau (*Barbus fluviatilis*).
		Carpe (*Cyprinus carpio*).
		Brochet (*Esox lucius*).
		Goujon (*Gobio fluviatilis*).
		Gardon (*Leucisus rutilus*).
		Ombre de rivière (*Thymallus vexillifer*).
		Tanche (*Tinca vulgaris*).
		Truite (*Trutta fario*).
	Anacanthiniens	Lotte (*Lota vulgaris*).
		Sole (*Solea vulgaris*).
	Acanthoptérygiens	Daurade (*Chrysophrys aurata*).
		Perche (*Perca fluviatilis*).
		Trigle ou Rouget (*Trigla cuculus*).

Batraciens.

Urodèles	Protée (*Proteus anguinus*).
	Axolotl (*Siredon pisciformis*).
	Salamandre (*Salamandra maculosa*).
Anoures	Grenouille (*Rana esculenta*).

Reptiles.

Sauriens	Lézard gris (*Lacerta muralis*). — des souches (*Lacerta stirpium*). — vert (*Lacerta viridis*). Orvet (*Anguis fragilis*).
Ophidiens	Couleuvre vipérine (*Tropidonotus viperinus*). — verte et jaune (*Zamenis viridiflavus*).
Chéloniens	Tortue grecque (*Testudo græca*). — d'Amérique (*Testudo tabulata*).
Crocodiliens	Crocodile (*Crocodilus vulgaris*). Caïman (*Alligator lucius*).

Oiseaux.

Palmipèdes	Oie (*Anser cinerus domesticus*). Canard (*Anas boschas domesticus*).
Gallinacés	Coq (*Gallus domesticus*). Dindon (*Meleagris gallopavo domestica*).
Colombinés	Pigeon (*Columba domestica*).
Passereaux	Geai (*Garrulus glandarius*). Martinet noir des murailles (*Cypselus apus*).
Préhenseurs	Perruche de Madagascar.

Mammifères.

Monotrèmes	Échidné (*Echidna hystrix*).
Marsupiaux	*Didelphys lanigera* (Guyane).
Porcins	Porc (*Sus domesticus*).
Ruminants	Bœuf (*Bos Taurus*). Mouton (*Ovis aries*).
Jumentés	Cheval (*Equus caballus*).
Carnivores	Chien (*Canis familiaris*).
Rongeurs	Lapin (*Lepus domesticus*). Souris (*Mus musculus*).
Primates	Homme (*Homo sapiens*).

B. — *Développement des fibres cardiaques.*

Poissons	Truite (*Trutta fario*).
Batraciens	Grenouille (*Rana esculenta*).
Reptiles	Orvet (*Anguis fragilis*). Lézard des souches (*Lacerta stirpium*).
Oiseaux	Poulet (*Gallus domesticus*).
Mammifères	Homme (*Homo sapiens*). Mouton (*Ovis aries*).

II. — Fixation.

Lors de mes recherches sur les fibres de Purkinje [31], j'ai eu l'occasion d'essayer un assez grand nombre de réactifs fixateurs sur le tissu musculaire. Aussi, utilisant les résultats de ce premier travail, j'ai choisi soit le *sublimé acétique*, soit surtout le *liquide de* Zenker qui m'avait donné de si bons résultats pour les cœurs d'embryons de Mouton. Trois cas sont à considérer :

1° *Cœurs de Mammifères adultes ou de fœtus volumineux.* — Prendre un fragment de cœur de 5 à 8 millimètres d'épaisseur et présentant une assez grande surface, le tendre légèrement sur un cadre de liège à l'aide de petites chevilles de bois ou mieux de piquants de Hérisson. En général, j'ai pris un muscle papillaire du ventricule gauche, un fragment de la paroi de chacun des ventricules et quelquefois aussi le gros cordage musculaire du ventricule droit qui est à peu près constant chez les Mammifères, ainsi qu'une portion de la paroi des oreillettes. Durée de la fixation : douze à vingt-quatre heures.

2° *Cœurs de fœtus ou embryons de Mammifères, assez petits, cœurs de petits Mammifères, d'Oiseaux, de Reptiles, de Batraciens et de Poissons.* — Les cœurs, enlevés avec précaution soit aux embryons aussitôt que possible après la mort de la mère, soit aux animaux adultes chloroformés (1), sont plongés dans l'eau salée physiologique et débarrassés rapidement du sang qu'il contiennent par des injections répétées du même liquide à l'aide d'une seringue de Pravaz dont l'aiguille est introduite par piqûre dans la ou les cavités ventriculaires. Dans ces conditions, les cœurs des Reptibles, Batraciens et Poissons

(1) J'ai toujours constaté que, à la suite de la chloroformisation poussée jusqu'à l'abolition des mouvements, le cœur s'arrête en *diastole complète*, ce qui permet d'obtenir ultérieurement des préparations où la striation des fibres est partout la même.

continuent encore à battre. Les vaisseaux sont alors rapidement liés après une systole, puis une injection de liquide de Zenker est faite avec la seringue pour distendre légèrement les ventricules et au besoin les oreillettes. Après quelques instants, l'aiguille est retirée et les cœurs ainsi injectés, n'ayant plus aucune tendance à se rétracter, sont plongés dans le même liquide fixateur où ils doivent séjourner six à douze heures. S'il n'est pas possible de faire pénétrer facilement l'aiguille de la seringue de Pravaz dans la cavité des ventricules, on lie les vaisseaux de la base du cœur lorsque celui-ci est arrêté en diastole et on le fixe ainsi injecté de sang.

3° *Cœurs d'embryons de petites dimensions.* — Détacher à l'aide de fins ciseaux la région de l'animal renfermant le cœur et la fixer en entier, ce dernier en sera séparé ultérieurement. Il va sans dire que les embryons de quelques millimètres sont fixés, puis débités en coupes *in toto*. Durée de la fixation : quatre à six heures.

La fixation étant achevée, laver les pièces dans l'eau courante pendant à peu près le même temps qui a servi à leur fixation, puis les passer dans une série d'alcools progressivement renforcés (30°, 50°, 70° et 80°) en les laissant deux à six heures dans chacun d'eux suivant leurs dimensions. En opérant ainsi, tout le sublimé qui imprégnait les pièces est dissous, et il est inutile, ainsi que le conseillent certains auteurs, de les passer à l'alcool iodé pour en enlever les dernières traces.

III. — Inclusion.

Les inclusions à la paraffine permettent seules de faire des coupes assez minces (2μ,5 à 5 μ) ; aussi ce sont celles que j'ai employées exclusivement. Je les ai réalisées en suivant les indications de Carnoy et Lebrun (1), c'est-à-dire par le passage successif et rapide

(1) Carnoy et Lebrun, La vésicule germinative chez les Batraciens (*La Cellule*, t. XII, 2e fasc., 1897, p. 213).

des pièces dans l'alcool à 90°, l'alcool à 95°, le mélange d'alcool à 95° et de chloroforme (parties égales), le chloroforme pur, le mélange de chloroforme et de paraffine, etc.

Par cette méthode, qui évite l'emploi de l'alcool absolu, les pièces sont moins cassantes, ce qui permet d'en faire facilement des coupes très minces. Il ne faut pas dépasser la température de 52° pour l'inclusion, sans quoi tous les éléments se ratatinent, spécialement le tissu conjonctif interfasciculaire.

IV. — Coupes et colorations.

Les coupes, d'une épaisseur de 2μ,5 à 5 μ, ont été faites avec le microtome à glissière de Miehe, le tranchant du rasoir étant placé obliquement (1), puis collées sur lames avec une solution aqueuse très étendue d'albumine. Pour la coloration, je me suis servi spécialement de la méthode à l'hématoxyline ferrique de M. Heidenhain suivie souvent d'une seconde coloration à l'éosine ou au rouge de Bordeaux. Pour obtenir de très belles colorations, il est nécessaire de mordancer les coupes pendant douze à vingt-quatre heures dans l'alun ferrique, et après un très court lavage à l'eau distillée, de colorer pendant le même temps dans une solution vieille d'hématoxyline renfermant déjà des traces de sel de fer apportées par des coupes mordancées antérieurement. Pour la seconde coloration à l'éosine, il est préférable, ainsi que nous l'avait recommandé autrefois M. le professeur Nicolas et comme l'a reconnu aussi Godlewski, de ne pas attendre la différenciation complète de la laque ferrique, mais de faire une différenciation moyenne, de colorer dans une solution aqueuse faible d'éosine et d'achever enfin la différenciation dans l'alun ferrique.

(1) Ce procédé a l'inconvénient d'enrouler les coupes, mais celles-ci se déroulent ensuite très facilement à l'aide de deux fines aiguilles et reprennent exactement la forme de la pièce où elles ont été prises, sans aucune déformation, ce qu'on n'obtient pas, on le sait, lorsque le tranchant du rasoir est perpendiculaire à la glissière.

Ce procédé a non seulement l'avantage, comme le dit Godlewski, de faire apparaître d'une façon merveilleuse la disposition primitive des fibrilles et le processus de différenciation dans leur fine structure, mais encore il permet de suivre avec précision dans les fibrilles adultes toutes les modifications de structure qui se produisent et par suite de s'assurer de leur continuité ou de leur interruption dans une région déterminée (1). A ce dernier point de vue, cette méthode m'a paru bien préférable à celle aux couleurs d'aniline combinées (cœruléine S, brun de thiazine, rouge de thiazine, phénosafranine, bleu de toluidine), introduites récemment dans la technique du tissu musculaire strié par M. Heidenhain [19].

J'ai employé dans quelques cas la coloration à l'hématoxyline au vanadate d'ammoniaque de M. Heidenhain (2), qui a permis à cet auteur de mettre nettement en évidence, dans les fibres cardiaques, un sarcolemme-enveloppe et des sarcolemmes intermédiaires. Cette méthode de coloration présente bien des difficultés, car il faut saisir juste le moment où le liquide colorant est mûr et cette période de maturité dure peu de temps. Il est d'ailleurs absolument nécessaire de n'employer que de l'hématoxyline extra-pure.

L'hématoxyline au chlorure de vanadium de Wolters (3) est d'un emploi bien plus facile, mais elle donne des résultats

(1) Les disques épais [(D*e*) ou (Q)] ont leurs extrémités [(D*et*) ou (Q*d*)] colorées en bleu noirâtre, et leur partie moyenne, disque ou strie de Hensen [(H) ou (Q*h*)] colorée en rose pâle. Les disques clairs [(B*c*) ou (J)] sont incolores et le disque mince d'Amici ou membrane fondamentale de Krause [(D*m*) ou (Z)] coloré en rouge vif. Les bandes transversales ou pièces intercalaires, quand elles existent, se présentent sous forme de bandes grises séparées des séries voisines de disques épais par l'intervalle d'une bande claire et renfermant des bâtonnets colorés en noir très foncé, situés en regard de chacun de ces disques épais.

(2) *Anat.*, Hefte, 1. Abth. Bd V, 1895, p. 302 (Cohn). — *Arch. f. mik. Anat.*, Bd LIV, 1899, p. 186. — *Encyklopädie der Mikrokopischen Technik*, etc... Berlin u. Wien, 1903, p. 518.

(3) *Zeit. f. wiss. Mik.*, VII, 4, 1891, p. 471, et *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique*, p. 417, 3e édition, par B. Lee et F. Henneguy.

en général comparables à ceux de l'hématoxyline ferrique ; cependant, en quelques points des préparations, elle produit une sorte d'inversion de coloration des éléments musculaires des fibrilles.

Enfin, pour m'assurer si les travées musculaires des vertébrés inférieurs sont formées de cellules musculaires striées rameuses à prolongements libres ou anastomosés entre eux, j'ai fait des dissociations à l'aide de la solution de potasse caustique à 40 p. 100, de l'acide azotique à 20 p. 100 (1), de l'acide chromique à 1 p. 10 000 et même de l'alcool au tiers. La seconde de ces méthodes m'a paru la meilleure, car elle permet non seulement d'effectuer rapidement des dissociations, mais encore d'en faire des préparations persistantes. Pour cela, on n'a qu'à passer successivement le fragment sortant de l'acide azotique, dans l'eau pure, l'alcool et la glycérine dans laquelle il est enfin dissocié et monté.

En terminant, je ferai encore une remarque : c'est que pour obtenir des préparations de cœurs d'Oiseaux et de Mammifères où les fins détails de la structure des fibrilles apparaissent nettement, il vaut mieux n'en pas fixer les fragments immédiatement après la mort de l'animal, mais attendre environ trois quarts d'heure à une heure. Si l'on ne fait pas ainsi, souvent, en beaucoup de points, les coupes se colorent très mal par l'hématoxyline ferrique ; seuls les disques minces apparaissent nettement sous forme de lignes transversales noires s'étendant dans toute la largeur des fibres qui ont pris une couleur jaune ocre pâle. A part leur couleur, les fibres de ces régions offrent absolument l'aspect de celles colorées à l'hématoxyline au vanadate d'ammoniaque (Voy. *Structure des fibrilles*, note de la p. 314).

(1) Il s'agit d'acide azotique ordinaire ($d = 1,34$) et non d'acide monohydraté, car ce dernier, à 20 p. 100, s'il a une action dissociante plus rapide, rend les fragments isolés trop fragiles.

CHAPITRE III

CONSTITUTION ET STRUCTURE DES FIBRES CARDIAQUES

I. — Description générale et constitution.

VERTÉBRÉS INFÉRIEURS

Chez les Vertébrés inférieurs, les travées musculaires, regardées d'abord comme des formations simples, furent considérées ensuite, depuis les travaux de Weissmann, comme des faisceaux de cellules musculaires striées fusiformes, à un noyau. Cet auteur cependant ne réussit pas toujours, avec la solution de potasse caustique à 35 p. 100, à séparer complètement les cellules constitutives des travées, en particulier chez la Couleuvre et la Vipère péliade. Kölliker et Weissmann admettaient que les cellules constitutives des travées étaient plus ou moins intimement fusionnées et se séparaient ou non, tandis que Gastaldi, au contraire, supposait que les cellules restant unies n'étaient pas des cellules fusionnées, mais bien des cellules uniques plus développées et dont les noyaux s'étaient mutipliés pendant leur accroissement.

A la même époque, Rouget, contrairement aux auteurs précédents, considérait les fragments isolés par la solution de potasse caustique, comme des produits de rupture artificielle et admettait la continuité absolue des fibrilles dans toute l'étendue du muscle cardiaque. Mais, étant donné sa théorie singulière de l'indépendance des fibrilles striées par rapport au sarcoplasma et aux noyaux des fibres, ses idées rencontrèrent peu de partisans et quand Eberth crut avoir, à l'aide du nitrate d'argent, mis en évidence les lignes de soudure des prétendues cellules musculaires chez les Mammifères, elles furent à peu près complètement abandonnées. Plus tard, quelques recherches isolées établirent l'existence de cellules anastomosées en réseaux

d'une certaine étendue dans les travées musculaires des Vertébrés inférieurs, mais aucun travail d'ensemble ne fut entrepris pour résoudre cette importante question. Langerhans [26] avait décrit des fibres ramifiées dans le cœur de la Salamandre ; Flemming (*Ergeb. d. Anat.*, Bd VII, p. 425), avait fait la même constatation chez la larve du même animal ; Schiefferdecker (*Gewebelehre*, Bd II, p. 113) avait également décrit chez la Grenouille des fibres anastomosées en masses assez développées, et enfin von Ebner [13] en signale aussi la présence dans le cœur de quelques Poissons osseux (Gardon). A la suite d'une première série de recherches [34] faites uniquement à l'aide de coupes de cœur colorées à l'hématoxyline ferrique, j'avais admis que les fibrilles sont absolument continues dans toute la longueur des travées musculaires et qu'on ne peut observer les limites de leurs prétendues cellules constitutives, isolables par la solution de potasse caustique à 40 p. 100, lesquelles sont fusionnées complètement en un véritable syncytium. Mais des recherches ultérieures [34 *bis*], faites par la méthode des dissociations, modifièrent légèrement mes premières idées en les précisant, ainsi qu'on va le voir.

Si l'on soumet une portion fraîche du cœur d'un Lézard à l'action de la solution de potasse caustique à 40 p. 100, les travées musculaires qui le constituent se résolvent facilement, au bout de quelques instants, en fragments assez irréguliers, renfermant soit un noyau, soit deux noyaux presque en contact, soit même deux noyaux espacés. Ces fragments ont le plus souvent des extrémités tronquées carrément, indice certain d'une rupture artificielle, puisqu'il n'existe pas de bandes transversales scalariformes, pouvant être considérées à la rigueur comme des limites cellulaires, chez tous les Vertébrés inférieurs. Ils présentent aussi des prolongements effilés qu'à première vue on pourrait prendre pour des extrémités naturelles, mais en les examinant avec beaucoup de soin et à un fort grossissement,

on peut se convaincre qu'ils sont fréquemment les produits de ruptures artificielles. Ces prolongements ont en effet le plus souvent leurs extrémités fines tronquées carrément et leur contour montre une série d'encoches successives ayant la forme du profil de marches d'escalier qui en atténuent progressivement le diamètre. Les paliers de ces marches d'escalier sont généralement très larges, et leur pas très peu élevé (il correspond parfois à l'épaisseur d'une seule fibrille), c'est pourquoi ces encoches sont difficilement visibles. Une telle disposition ne peut s'expliquer, puisqu'on reconnaît, par l'examen de coupes du cœur de ces animaux, colorées à l'hématoxyline ferrique, la continuité absolue des fibrilles dans les faisceaux des travées musculaires, que par la rupture de ces faisceaux, soit par petits groupes de fibrilles, soit même par fibrilles isolées et à des niveaux différents (Voy. Pl. X, fig. 1 à 7).

A la vérité, on ne saurait affirmer cependant que toutes les extrémités effilées sont artificielles, car il en est quelques-unes extrêmement minces, peut-être réduites à une seule fibrille, où l'on ne peut distinguer d'encoches mêmes légères et qui semblent bien être véritablement naturelles (Voy. Pl. X, fig. 1, 3 et 5). Faisons remarquer d'ailleurs que cette supposition n'est nullement en contradiction avec les résultats de l'observation des coupes longitudinales des travées, colorées à l'hématoxyline ferrique; car on ne saurait en effet reconnaître, par l'examen d'une coupe même très mince de travée, où les fibrilles sont serrées les unes contre les autres, si une fibrille isolée qui semble disparaître se termine librement en réalité ou bien passe derrière ses voisines. Une seule fois, j'ai observé une extrémité conique à pointe émoussée, qui incontestablement paraissait être naturelle (Voy. Pl. X, fig. 7, *a*).

Si, au lieu de la solution concentrée de potasse caustique, on emploie l'acide azotique à 20 p. 100, on obtient des résultats très différents. Tandis que ce dernier liquide

après avoir agi pendant un à deux jours (1) sur un fragment frais de muscle volontaire du Lézard, permet très facilement, à l'aide d'aiguilles, sa dissociation en fibres terminées par des extrémités coniques à pointes plus ou moins émoussées, elle ne permet, au contraire, à l'aide du même procédé, aucune dissociation du muscle cardiaque en menus fragments comparables à des cellules. On réussit seulement à provoquer des ruptures transversales franches des travées musculaires. Après une macération de quatre ou cinq jours, la dissociation est plus facile, mais cependant malgré l'action combinée des aiguilles et des pressions de la lamelle, on n'obtient le plus souvent que des fragments de travées terminés par des parties saillantes et rentrantes provenant d'une sorte de rupture par arrachement. Dans ce cas, les faisceaux de fibrilles de la travée rompue se terminent, à des niveaux différents, par des extrémités effilées ou rompues carrément. En examinant avec soin les extrémités effilées, on voit que le plus souvent, cet effilement est dû à une série d'encoches très peu marquées, bien qu'on en observe aussi quelques-unes progressivement et régulièrement effilées sans aucune encoche apparente. Il faut noter que ces encoches sont ici plus nettement visibles qu'après l'isolement par la solution de potasse caustique (Voy. Pl. X, fig. 10).

On obtient aussi des fragments de travées d'un faible diamètre, mais ayant en général une longueur plus grande que celle des fragments isolés par la solution concentrée de potasse caustique. Tantôt leur forme rappelle celle de ces derniers fragments, tantôt elle est plus compliquée et ils comprennent plusieurs faisceaux de fibrilles unis entre eux par des anastomoses latérales. D'ailleurs, même dans ce dernier cas, ils présentent toujours, à côté de quelques extrémités effilées paraissant naturelles, d'autres extrémités

(1) Du moins à une température de 12° à 16°. En été, l'action dissociante du liquide est plus rapide.

anguleuses ou effilées indiquant incontestablement des ruptures artificielles (Voy. Pl. X, fig. 8 et 9).

Il faut noter enfin que les noyaux sont souvent peu nettement visibles, aussi bien dans les fragments de travées que dans les travées elles-mêmes, à l'aide de cette dernière méthode de dissociation.

Chez la Couleuvre vipérine (*Tropidonotus viperinus*), à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique, on isole des fragments de travées musculaires simples ou ramifiés, en général plus étroits que chez le Lézard, mais aussi plus allongés et renfermant parfois plus de deux noyaux. Ils présentent souvent une extrémité en forme de cône à pointe légèrement émoussée ou effilée régulièrement sur une assez grande longueur et sans encoches apparentes, ce qui permet de les considérer comme des extrémités naturelles. Cependant, il existe toujours au moins une autre extrémité brisée soit directement, soit en escalier à une ou deux marches (Voy. Pl. X, fig. 11, 12 et 13).

A l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, après trois jours de macération, on isole difficilement des fragments à plusieurs noyaux, portant des branches latérales et plus développés d'ailleurs que ceux que l'on obtient à l'aide de la potasse caustique, mais qui présentent aussi des traces de rupture artificielle à côté d'extrémités naturelles effilées longuement ou à pointes émoussées (Voy. Pl. X, fig. 14 et 15).

Chez la Truite, à l'aide des mêmes méthodes, j'ai reconnu que les travées musculaires cardiaques sont constituées d'une façon analogue à celles du Lézard. Les fragments qu'on en peut isoler, simples ou unis par des anastomoses latérales, présentent, à côté d'extrémités naturelles très longuement effilées, des prolongements portant des encoches scalariformes, indice de ruptures artificielles. Je n'ai pas observé d'extrémités naturelles en forme de cône à pointe émoussée comme chez la Couleuvre vipérine (Voy. Pl. X, fig. 16, 17 et 18).

Chez la Grenouille, à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique, on obtient des fragments très différents les uns des autres. A côté des cellules fusiformes étroites, un peu aplaties, très allongées et à extrémités effilées analogues à celles figurées par Ranvier (*Leçons sur le système musculaire*, p. 304), il en est d'autres de formes très irrégulières, munies parfois de deux noyaux et sur les bords latéraux ou aux extrémités desquelles on remarque des encoches scalariformes. On trouve aussi des fragments ayant la forme de fibres rameuses, analogues à ceux figurés par Schiefferdecker (*Gewebelehre*, Bd II, p. 113), mais dont toutes les extrémités ne sont pas régulièrement effilées, c'est-à-dire naturelles. Il en est de même, d'ailleurs, des extrémités effilées des cellules fusiformes, qu'à première vue on pourrait croire complètement indépendantes des éléments musculaires voisins : lorsqu'en effet on les examine avec beaucoup de soin, on peut constater que l'une au moins de leurs extrémités a été isolée par rupture, ainsi qu'en témoigne sa forme. Cette supposition est corroborée par ce fait que j'ai pu observer quelquefois deux cellules fusiformes anastomosées par leurs extrémités amincies (Voy. Pl. X, fig. 19, 20, 21 et 22).

A l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, et après une macération de deux jours (en été), j'ai isolé des cellules fusiformes très minces et très allongées ainsi que des cellules anastomosées en réseaux assez compliqués, munis de branches aveugles longuement effilées mais présentant cependant des branches rompues artificiellement (Voy. Pl. X, fig. 23, 24 et 25). J'ai observé que les cellules fusiformes anastomosées par leurs extrémités sont particulièrement nombreuses dans les parois du bulbe aortique.

Chez la Lamproie marine (*Petromyzon marinus*), même après l'action prolongée de l'acide azotique à 20 p. 100, alors que les fragments du cœur semblent tomber en poussière à la moindre tentative de dilacération avec des aiguilles, on n'isole le plus souvent que des fibres anasto-

mosées dont les extrémités sont limitées par des lignes en escalier, indice certain de leur rupture artificielle (Voy. Pl. XI, fig. 3). On rencontre cependant aussi des extrémités naturelles, régulièrement effilées et sans encoches (Voy. Pl. XI, fig. 4 et 5).

Chez les Chéloniens et les Crocodiliens, les parois ventriculaires conservent une texture spongieuse à mailles bien plus serrées que chez les Sauriens et les Ophidiens et sont formées également de travées dont la constitution est analogue à celle de ces derniers.

En dissociant, à l'aide de fines aiguilles, un fragment de cœur de *Testudo tabulata* conservé dans l'alcool et plongé pendant cinq jours dans l'acide azotique à 20 p. 100, je n'ai pu isoler que des fibres terminées par une ligne en forme d'escalier ou même des travées entières quelquefois d'une grande longueur et dont les extrémités présentaient les mêmes caractères que celles des fibres (Voy. Pl. XI, fig. 6).

Chez l'*Alligator lucius*, des fragments de cœur frais, plongés dans l'acide azotique à 20 p. 100 pendant quatre à cinq jours ne se résolvent généralement qu'en travées assez volumineuses, souvent d'une grande longueur, parfois ramifiées, analogues à celles de la Tortue. On isole cependant aussi des fibres étroitement anastomosées latéralement et dont les extrémités sont limitées par des lignes en escalier (Voy. Pl. XI, fig. 1 et 2).

Je n'ai pu observer que très rarement, dans ces deux groupes de Reptiles, des prolongements de fibres terminés librement dans l'intérieur des travées par des extrémités régulièrement effilées (Voy. Pl. XI, fig. 2, *e*). Presque toujours, celles-ci présentent de très légères encoches en forme de marches d'escalier, indice certain de ruptures artificielles. (Voy. Pl. XI, fig. 6).

On ne peut critiquer cette méthode d'isolement et dire qu'elle ne permet pas de séparer les fibres les unes des autres, car on observe souvent, à la périphérie des travées restées compactes, de très petits paquets de fibrilles qui

se sont détachés sans se rompre. J'attribue la difficulté d'isoler les fibres constitutives des travées, difficulté que l'on rencontre aussi chez les autres Vertébrés inférieurs, à ce que ces fibres s'anastomosent et se bifurquent fréquemment, de telle sorte que les petits faisceaux de fibrilles, en passant de l'une à l'autre, les maintiennent solidement unies entre elles. Les travées elles-mêmes, au niveau de leurs anastomoses, se comportent d'une façon analogue (Voy. Pl. XI, fig. 7). Comme conclusion de ces observations, étant donné d'une part :

1° L'impossibilité d'isoler, par diverses méthodes, des fibres musculaires simples ou rameuses terminées de toutes parts par des extrémités naturelles effilées régulièrement ou coniques à pointes plus ou moins émoussées (1).

2° L'existence constante, sur les fragments de ces fibres, de biseaux et de dentelures indiquant leur rupture ou celle d'anastomoses latérales très obliques qu'elles reçoivent ou qu'elles envoient ; alors que par l'emploi des mêmes méthodes on obtient, avec la plus grande facilité, l'isolement de fibres musculaires volontaires à extrémités naturelles coniques.

Étant donné, d'autre part, la *continuité apparente absolue* des fibrilles ou au moins des faisceaux qu'elles constituent par leurs goupements, dans toute l'étendue des travées musculaires ; que ces travées restent simples, s'anastomosent, ou se bifurquent, sauf dans le cas où les fibres, d'un diamètre notable, se terminent librement par des extrémités coniques à pointe arrondie (*Tropidonotus vipe-*

(1) Il me paraît à peu près impossible d'affirmer, bien que cela soit très probable, que les extrémités effilées régulièrement et sans encoches scalariformes sont véritablement naturelles, car, si on ne les observe pas dans la dissociation des muscles volontaires, cela tient peut-être à ce que les fibrilles étant plus serrées les unes contre les autres sont, dans ces fibres, unies plus solidement entre elles et par conséquent ne se séparent pas aussi facilement lors des tentatives de dissociation. Il en est tout autrement pour les extrémités coniques à pointe émoussée qui ressemblent à celles des fibres des muscles volontaires et qui sont incontestablement naturelles.

rinus). Nous croyons que les travées, ou les parois compactes du cœur des Vertébrés inférieurs, sont constituées par des faisceaux de fibres plus ou moins allongées et disposées parallèlement, mais émettant des branches très obliques plus ou moins nombreuses, dont les unes s'anastomosent avec des fibres voisines et dont les autres se terminent librement par des extrémités longuement effilées ou un peu obtuses. Ces fibres, après un parcours plus ou moins long, se terminent elles-mêmes par des extrémités effilées ou obtuses, cédant ainsi le pas à d'autres fibres ou bien s'anastomosent avec des branches issues de fibres voisines et continuent leur chemin dans la même direction. Lorsque les extrémités effilées, terminées librement sont nombreuses, elles sont placées côte à côte en se dépassant réciproquement à la façon de celles des fibres du bois. Les fibrilles qu'elles renferment sont situées exactement dans le prolongement les unes des autres, ce qui fait qu'à l'examen de coupes longitudinales des travées, elles paraissent absolument continues dans toute l'étendue de celles-ci ainsi que nous le verrons plus loin. S'il en était autrement en effet, les limites de ces extrémités effilées apparaîtraient dans les coupes longitudinales, les fibrilles étant en discordance au niveau de leur surface, ce qui n'arrive jamais. En d'autres termes, et pour résumer, disons que *les travées et la paroi compacte au muscle cardiaque des Vertébrés inférieurs sont constituées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, anastomosées en un réseau très compliqué à mailles allongées, mais qui est hérissé de branches aveugles plus ou moins nombreuses, de forme et de longueur variées.* Nombreuses chez les Poissons, les Batraciens, les Sauriens et les Ophidiens, ces branches aveugles sont au contraire très rares chez les Chéloniens et les Crocodiliens. Si, par la pensée, on supposait la travée distendue latéralement par une injection interstitielle de liquide qui sépare ses fibres constitutives sans les rompre, elle présenterait une disposition assez analogue à celle du réseau

de cellules laticifères des Composées liguliflores (Voy. fig. 1).

Dans le cœur de tous les Vertébrés inférieurs, les travées se bifurquent et s'anastomosent entre elles, à la façon des fibres elles-mêmes dans chaque travée. Après un nombre plus ou moins grand de ces anastomoses et divisions successives, elles aboutissent toutes, en définitive, soit à la base du bulbe artériel, soit aux anneaux fibreux des orifices auriculo-ventriculaires, où elles se terminent par des extrémités coniques à pointe émoussée, absolument semblables à celles qu'a figurées von Ebner pour les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs. Elles ressemblent aussi aux extrémités des fibres musculaires de la queue du Lézard qui sont particulièrement belles (Voy. Pl. XI, fig. 8). J'ai observé de ces extrémités très nettes chez la Couleuvre vipérine, chez la Truite et chez la Grenouille (1) (Voy. Pl. XI, fig. 9, 10 et 11).

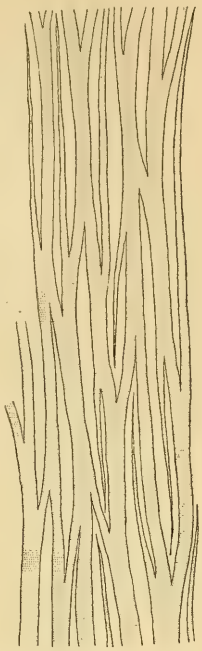


Fig. 1. — Schéma de la constitution d'une travée musculaire cardiaque chez les Vertébrés inférieurs.

D'ailleurs, si toutes les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs n'aboutissent pas aux anneaux fibreux des quatre orifices ou aux sommets des muscles papillaires, il en est de même des travées musculaires des Vertébrés inférieurs dont quelques-unes se terminent par des extrémités coniques dans la paroi ventriculaire même. Le fait est fréquent chez la Couleuvre vipérine, la Couleuvre verte et jaune (Voy. Pl. XI, fig. 12 et 13). Il est bien plus rare chez

(1) Pour voir nettement ces extrémités naturelles de travées, il est bon de pratiquer la dissociation de la base du ventricule à l'aide de fines aiguilles, après un séjour dans l'acide azotique à 20 p. 100 ne dépassant pas vingt-quatre à trente-six heures, afin que les travées ne se séparent pas en fibres. Un cœur ayant séjourné dans l'alcool peut encore être dissocié par cette méthode.

les Chéloniens et chez les Crocodiliens, puisque je n'ai pu l'observer nettement qu'une fois chez *Testudo tabulata* (Voy. Pl. XI, fig. 14).

VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS

Chez les Mammifères, la disposition rétiforme des fibres musculaires cardiaques a déjà été décrite par nombreux auteurs. Chez l'Homme, M. Heidenhain [19] a fait récemment une description très complète du réseau des fibres musculaires cardiaques à laquelle je n'ai d'ailleurs rien à ajouter. Je ferai toutefois remarquer que cet auteur a un peu trop schématisé la disposition des bandes transversales scalariformes striées (*pièces intercalaires*) et que chez les autres Mammifères, leur disposition est encore bien plus irrégulière (Voy. fig. 2; Pl. XI, fig. 17 et chap. IV).

L'examen de coupes transversales montre que ces fibres ont une section circulaire, elliptique ou le plus souvent irrégulière avec des anfractuosités plus ou moins prononcées, tenant à ce qu'elles émettent ou reçoivent fréquemment des anastomoses latérales de dimensions plus faibles qu'elles-mêmes. Leur diamètre moyen, assez variable, oscille entre 12 μ et 20 μ.

Chez les Oiseaux, les fibres musculaires cardiaques, d'un diamètre notablement plus faible que chez les Mammifères, sont disposées de la même manière, mais les mailles du réseau sont généralement bien plus allongées que chez ces derniers (comparer les figures 1 et 2).

Elles ont la forme de cylindres à section circulaire ou elliptique d'un diamètre assez régulier, notablement plus faible que chez les Mammifères. Il oscille en moyenne entre 4 μ et 6 μ.

Depuis les travaux de Weissmann et d'Eberth, confirmés par d'autres auteurs (Schweigger-Seidel, Fredericq, Ranvier, Renaut), les fibres cardiaques des Mammifères et des Oiseaux ainsi anastomosées en réseaux, étaient regardées,

jusqu'à ces derniers temps, comme formées de cellules cylindriques simples ou bifurquées en V à l'une de leurs extrémités et soudées bout à bout par un *ciment* soluble

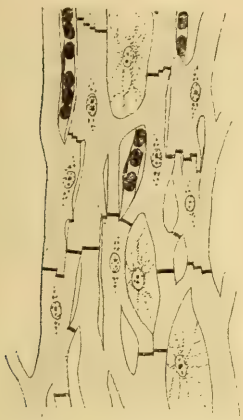


Fig. 2 (réduite de moitié). — Réseau de fibres musculaires cardiaques d'un muscle papillaire du ventricule gauche chez un Homme âgé de vingt-deux ans, mort d'une fièvre typhoïde. Les bandes transversales scalariformes et les noyaux ont seuls été représentés. On peut remarquer quelle forme compliquée aurait une portion de ce réseau limitée par des bandes transversales scalariformes et par des fentes longitudinales séparant les fibres cardiaques (cellules cardiaques des anciens auteurs). Les fentes comprises entre les fibres cardiaques contiennent soit des capillaires sanguins, soit des cellules conjonctives rameuses. Obj. 8 Stiassnie, ocul. 2. Dessin exécuté à la chambre claire de Malassez, projection au niveau de la table de travail.

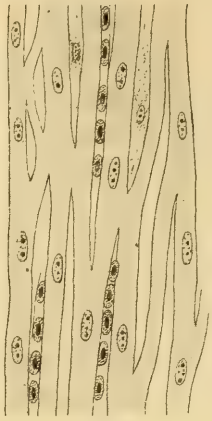


Fig. 3 (réduite de moitié). — Réseau de fibres musculaires cardiaques d'une région de la paroi du ventricule gauche voisine de l'anneau fibreux (correspondant à un muscle papillaire de Mammifère), chez un jeune Pigeon prêt à sortir du nid. Les fibres, assez serrées les unes contre les autres, sont anastomosées en un réseau à mailles très allongées dont les fentes renferment de nombreux capillaires. Les bandes transversales scalariformes striées ne sont pas encore développées. Même grossissement que pour la figure précédente.

dans la solution concentrée de potasse caustique et réduisant en noir le nitrate d'argent. Kölliker, cependant, avait fait quelques réserves et admis l'existence de réseaux en certains points de la musculature cardiaque. Il considérait en particulier, comme cellules fusionnées, beaucoup d'éléments décrits par Eberth comme cellules à deux noyaux.

L'étude du soi-disant ciment unissant les fibres cardiaques, par Przewoski et Hoche, montra la continuité des fibrilles à travers ces lignes de ciment, mais confirma plutôt l'existence des cellules cardiaques, lesquelles, au lieu d'être considérées comme soudées par un ciment, furent alors ragardées comme unies par des *ponts protoplasmiques* tendus entre les extrémités voisines de leurs fibrilles. C'est alors que von Ebner, reprenant une idée de Wagener, admit que les soi-disant bandes de ciment intercellulaires étaient des productions artificielles et proclama la continuité des fibres cardiaques dans toute l'étendue du réseau qu'elles forment.

Je puis confirmer complètement ce que cet auteur dit de l'action de la solution concentrée de potasse caustique sur les fibres cardiaques fraîches (Voy. l'*Historique*, p. 215). J'ai constaté que, sous l'action de cette solution, on isolait, dans le cœur du Mouton, soit des fragments de fibres cardiaques beaucoup plus petits et plus réguliers que ceux qui seraient limités par les bandes transversales scalariformes striées qu'on peut mettre en évidence dans le même fragment après fixation et coloration appropriées, soit plus rarement des fragments ramifiés renfermant plusieurs noyaux et qui n'ont rien à voir avec des cellules. D'ailleurs, cette solution fragmente les fibres cardiaques des jeunes Oiseaux, des jeunes Mammifères et de leurs embryons, chez lesquels il n'existe aucune bande transversale scalariforme striée. D'autre part, si elle isole parfaitement les extrémités pointues des fibres des muscles volontaires, elle peut aussi, même en n'agissant que pendant peu de temps, fragmenter ces fibres elles-mêmes.

D'après cela, on voit que *la solution concentrée de potasse caustique n'a pas une action dissolvante élective sur ces formations.*

M. Heidenhain, tout en considérant ces bandes de ciment comme étant d'une nature spéciale, admit également la continuité des fibrilles et considéra que les segments de

fibres cardiaques limités par les lignes de ciment étaient trop irréguliers (comprennent souvent plusieurs fibres dans le sens transversal et renferment aussi plusieurs noyaux) pour représenter les cellules constitutives de ces fibres (Voy. l'*Historique*, p. 217).

De mon côté, j'étais arrivé à une conclusion analogue, tout en n'admettant ni l'opinion de von Ebner, ni celle de M. Heidenhain, sur la nature des soi-disant lignes cimentaires. Mes dernières recherches sur ce point, tout en renfermant de nouveaux résultats, ont confirmé mes premières vues (Voy. Chap. IV).

Mais en somme, quelle que soit l'idée que l'on adopte relativement à la nature des soi-disant lignes cimentaires, on peut admettre que, *chez les Oiseaux et les Mammifères, le réseau musculaire cardiaque résulte, non de la soudure de cellules placées bout à bout ou côte à côte, mais de la division et de l'anastomose successives, dans plusieurs plans, de fibres absolument continues se terminant soit au sommet des muscles papillaires, soit sur les anneaux fibreux des quatre orifices du cœur.* Cette conclusion est corroborée par l'étude de *leur développement qui se fait, ainsi qu'on le verra plus loin, aux dépens de cellules embryonnaires ou myoblastes qui se fusionnent de très bonne heure en un véritable syncytium.*

Hoyer, puis von Ebner se sont demandés si toutes les fibres cardiaques, chez les Oiseaux et les Mammifères, se terminent bien par des extrémités pointues ou émoussées, soit au sommet des muscles papillaires, soit sur les anneaux fibreux des quatre orifices? Ce dernier auteur, par les méthodes d'isolement à la potasse caustique à 35 p. 100 ou à l'acide azotique à 20 p. 100, n'a pu mettre en évidence de ces extrémités d'une façon sûre que chez les Oiseaux (Poulet).

Chez les Mammifères (Homme, Mouton), il n'a obtenu au contraire que des résultats douteux. De mon côté, j'ai étudié à ce point de vue le Poulet et le Mouton. Chez le Poulet, à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, j'ai isolé des

fibres cardiaques sous forme de cylindres étroits d'une grande longueur, ayant parfois des branches latérales, mais plus rares que chez les Mammifères. Le plus fréquemment, ces fibres étaient terminées par des lignes en escalier ; d'autres avaient leur extrémité effilée, mais avec quelques encoches, indice certain de ruptures artificielles. Enfin, mais bien rarement, j'en ai vu dont les extrémités effilées régulièrement, et sans encoches apparentes, ne pouvaient être considérées que comme des extrémités naturelles (Voy. Pl. XI, fig. 15).

Chez le Mouton, à l'aide du même réactif, je n'ai pu isoler que des fragments plus ou moins compliqués, formés le plus souvent de plusieurs fibres anastomosées, mais constamment terminés par des lignes en escalier. J'en conclus que, si les fibres cardiaques des Mammifères peuvent se terminer par des extrémités effilées au sein même de la musculature, le fait est très rare.

II. — Structure.

VERTÉBRÉS INFÉRIEURS

Les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs, d'un faible diamètre en général, sont toutes constituées d'une façon analogue : elles comprennent une colonne sarcoplasmique contenant les noyaux, à la périphérie de laquelle sont situées des fibrilles striées. Celles-ci sont le plus souvent disposées en une seule assise, mais parfois aussi il peut y en avoir deux ou trois dont les éléments sont alors répartis sans ordre apparent.

Ces fibres sont en contact direct dans les travées et le plus souvent aussi dans les parois compactes, puisque dans ces dernières régions les capillaires et les cellules conjonctives sont rares. Il arrive assez souvent que ces fibres, toujours indistinctes dans les coupes longitudinales des faisceaux des travées et de la paroi compacte, quelquefois

aussi paraissent mal limitées dans les coupes tranversales. Cela tient à ce que la rétraction de leur sarcoplasma, sous l'influence du réactif fixateur ou des déshydratants, se produit d'une façon très irrégulière. Dans ces conditions, il arrive que deux fibres distinctes restent accolées alors qu'une autre se fragmente en deux ou trois parties, ce qui fait que les limites des fibres ne sont plus reconnaissables. Cela se remarque surtout quand les fibres ont deux ou trois assises de fibrilles. La coupe d'une travée montre alors des faisceaux de fibrilles isolés ou coalescents à section inégale et disposés plus ou moins régulièrement. C'est pourquoi si la travée a un faible diamètre, sa coupe transversale ressemblera beaucoup à celle d'une fibre de Vertébré supérieur surtout si l'endocarde est très mince et peu visible (comparer Pl. XIII, fig. 3 ; Pl. XIV, fig. 1 ; Pl. XV, fig. 4 et 7 avec Pl. XVI, fig. 9, 10 et 15).

D'autre part, les coupes longitudinales des travées montrent des faisceaux de fibrilles absolument continus (1), recouverts par un endocarde tellement mince qu'il passe le plus souvent inaperçu, même à un assez fort grossissement. Il en résulte que la coupe optique longitudinale d'une travée musculaire de Vertébré inférieur, quand elle est d'un assez faible diamètre, ressemble aussi beaucoup à une fibre simple de Mammifère. En conséquence, on peut donc dire que, chez les Mammifères inférieurs, les travées ayant un faible diamètre offrent beaucoup de ressemblance avec les fibres simples de Mammifères, d'autant plus que les unes et les autres s'anastomosent entre elles (Voy. les figures des planches XII, XIII, XIV et XV).

Poissons. — Chez les Cyclostomes et chez les Sélaciens, l'écorce de fibrilles n'est formée que d'une seule assise ; cependant, chez une Lamproie fluviale de grande taille, j'ai constaté que les fibres, d'un assez fort diamètre, avaient une écorce contractile formée de fibrilles réparties en

(1) Chez la Couleuvre vipérine, j'ai observé parfois des faisceaux de fibrilles (fibres) paraissant se terminer dans les travées en s'effilant.

deux assises et groupées par petits paquets (Voy. Pl. XII).

Chez les Ganoïdes (Sterlet), les fibres cardiaques, assez distinctes les unes des autres, ressemblent à celles des Cyclostomes et surtout des Sélaciens et de certains Téléostéens (Daurade, Rouget, Truite), c'est-à-dire que leur écorce contractile ne comprend encore qu'une seule assise de fibrilles striées (Voy. fig. 4).

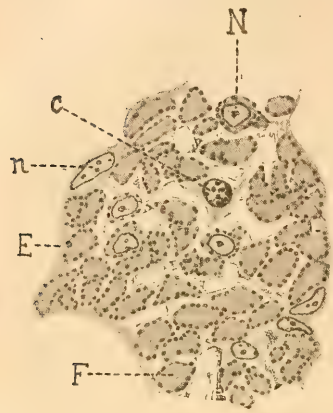


Fig. 4. — Fragment d'une coupe transversale de travée musculaire du Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique. Dessin exécuté à la chambre claire au niveau de la table de travail; obj. 1/18 im. hom. Stiassnie, ocul. 2. La signification des lettres est la même que pour les planches III, IV et V.

Chez les Téléostéens (1), les fibrilles sont le plus souvent groupées à la périphérie de la fibre en une ou deux assises. Elles sont plus ou moins distinctes dans les coupes transversales des travées ou des faisceaux de la région compacte (Voy. Pl. XIII, XIV et XV).

Batraciens. — Chez les Batraciens, les fibres et les travées qu'elles constituent ont la plus grande ressemblance avec celles des Téléostéens. Il faut noter cependant l'énorme dimension des fibres, ainsi que celles de leurs noyaux et la très grande abondance du sarcoplasma par rapport à la masse des fibrilles chez la Salamandre, l'Axolotl et surtout chez le Protée (Voy. Pl. XIV, fig. 12, et Pl. XV, fig. 1, 2 et 3).

Reptiles. — Chez les Sauriens et les Ophidiens, les fibres ressemblent encore à celles des Téléostéens. Le plus souvent indistinctes dans les coupes transversales des travées chez le Lézard, elles sont assez bien limitées chez l'Orvet.

Chez la Couleuvre vipérine, les fibres, à peu près toutes

(1) Je n'ai pu me procurer de cœurs de Dipnés.

de même dimension et serrées les unes contre les autres, n'ont qu'une seule assise de fibrilles disposées très régulièrement.

Chez les Chéloniens (Tortue grecque, *Testudo tabulata*), les fibres, encore peu distinctes dans les coupes transversales des travées, ont une taille plus considérable et les fibrilles y sont disposées irrégulièrement en deux ou plusieurs assises.

Chez un Crocodile de grande taille ($8^m,50$ de long), j'ai constaté que les fibres ont un diamètre un peu plus faible et qu'elles renferment seulement une ou deux assises de fibrilles (Voy. Pl. XVI, fig. 9).

Les fibres des Chéloniens et des Crocodiliens ont beaucoup d'analogie, ainsi que nous le verrons plus loin, d'une part avec celles des Oiseaux et d'autre part avec celles de l'Échidné. D'ailleurs, dans les travées qui ont une section assez forte et surtout dans les faisceaux de la région compacte du cœur de ces Reptiles, il existe déjà des capillaires et des cellules conjonctives rameuses comme chez les Vertébrés supérieurs, quoique cependant elles y soient encore peu nombreuses.

1° Noyaux. — Chez les Vertébrés inférieurs, en raison de la faible épaisseur de l'écorce de fibrilles, les noyaux des fibres sont bien visibles dans les coupes longitudinales des travées ou des faisceaux de la portion compacte de la paroi ventriculaire. J'ai constaté que leur forme et leur volume sont liés, dans une certaine mesure, à l'abondance du sarcoplasma. Lorsque l'écorce de fibrilles est mince et que le sarcoplasma est développé, les noyaux sont ovalaires et volumineux (Cyclostomes, Sélaciens, Salamandre, Axolotl, Protée). Chez la plupart des Téléostéens, chez la Grenouille et chez les Reptiles, où l'écorce de fibrilles est plus développée ou le sarcoplasma moins abondant, ils sont plus petits et leur forme est d'autant plus allongée que les fibres sont plus grêles. La structure de ces noyaux est identique à celle des noyaux des fibres des Vertébrés supérieurs (Voy. plus loin).

2° Sarcolemme. — Bien que mes recherches ne soient pas définitives sur ce point, je dirai que, jusqu'à présent, je n'ai pu observer de sarcolemme autour des fibres cardiaques des Poissons, des Batraciens et des Reptiles inférieurs. C'est peut-être là la principale cause pour laquelle leurs fibres paraissent plus ou moins confondues dans les coupes transversales des travées ou des faisceaux de la portion compacte des parois ventriculaires. Chez un Crocodile adulte ($8^m,50$ de long), j'en ai constaté nettement la présence autour des fibres entre lesquelles existe du tissu conjonctif. Si je rapproche ce fait de ce que je n'ai pas observé cette fine membrane autour des fibres cardiaques des embryons de Mammifères ainsi qu'autour des cellules de Purkinje des adultes, je puis me demander si l'apparition du sarcolemme des fibres cardiaques n'est pas liée à la présence du tissu conjonctif ou de capillaires entre elles.

(Pour la signification du sarcolemme, Voy. plus loin.)

VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS

Observées suivant leur longueur, les fibres cardiaques des Mammifères, à part leurs anastomoses en réseaux, ressemblent assez, à un examen superficiel, aux fibres des muscles volontaires, bien qu'elles soient plus minces et que leur striation longitudinale soit généralement plus marquée. Vues en coupes transversales, elles s'en distinguent aussi aisément par leurs formes irrégulières tenant précisément à leurs anastomoses et aussi à ce que leurs noyaux, entourés d'une quantité plus ou moins grande de sarcoplasma, sont constamment axiaux ou tout au moins situés dans l'intérieur de la substance contractile et jamais à leur périphérie. Un examen plus approfondi précisera d'ailleurs ces différences assez importantes qui existent entre ces deux catégories d'éléments. Chez les Oiseaux, les fibres cardiaques offrent le même aspect bien que leur diamètre soit notablement plus faible et que leurs fibrilles, paraissant

un peu plus serrées les unes contre les autres, cachent presque toujours les noyaux qu'elles entourent.

1° Protoplasma. — Le protoplasma des fibres musculaires cardiaques ou sarcoplasma, forme, chez les Mammifères, une colonne axiale de diamètre irrégulier renfermant les noyaux ; renflée en effet au niveau de ces noyaux, elle est rétrécie au contraire dans leurs intervalles, c'est-à-dire qu'elle revêt en un mot la forme d'une série de fuseaux en continuité par leurs extrémités. Lorsqu'une fibre se bifurque ou reçoit une branche anastomotique, les colonnes axiales de sarcoplasma se divisent ou se fusionnent également.

L'examen de coupes transversales convenablement colorées montre que cette colonne de sarcoplasma axial s'irradie de tous côtés, sous forme de lames qui s'anastomosent entre elles en délimitant des espaces cylindroïdes, prismatiques ou lamelleux assez irréguliers, occupés par la substance contractile formée de fibrilles élémentaires groupées en colonnettes musculaires. Les lames de sarcoplasma deviennent d'autant plus étroites qu'elles s'approchent plus de la périphérie de la fibre, tandis qu'elles sont larges et granuleuses au voisinage de l'axe sarcoplasmique.

La colonne axiale sarcoplasmique est particulièrement bien visible chez l'Échidné, le Lapin, quelquefois l'Homme. Chez le Mouton, l'Homme en général, elle est déjà moins nette. Chez le Porc et surtout le Bœuf, le Cheval et le Chien, elle est à peine distincte, à moins que la coupe ne passe tout près d'un noyau.

Chez l'Homme, à partir de la dixième année, la colonne sarcoplasmique centrale renferme, surtout au voisinage des pôles des noyaux, des granules d'un pigment jaune ambré, colorables en noir par l'hématoxyline ferrique. La grosseur et le nombre de ces grains de pigment augmente avec l'âge et, d'après Renaut, ils peuvent même s'étendre dans les lames de sarcoplasma séparant les colonnettes musculaires les

unes des autres. Chez les autres Mammifères adultes (Bœuf, Mouton, Cheval, Lapin), il en existe également.

D'après Ranvier, ces grains sont de nature hémoglobique; d'après Maass, au contraire, ils sont de nature graisseuse, bien que l'acide osmique ne les colore pas en noir. Étant donné leur constance, von Ebner les regarde comme ayant une importance fonctionnelle essentielle.

Chez les Oiseaux, en général, le sarcoplasma forme une colonne axiale à section régulière et de dimension notable vis-à-vis de celle de la fibre, puisque son diamètre peut atteindre la moitié de celui de cette dernière. Habituellement, cette colonne axiale de sarcoplasma ne contient que les noyaux et les granulations de pigment qui les accompagnent, mais il arrive aussi parfois que des fibrilles isolées et toujours en petit nombre se rencontrent dans sa zone périphérique.

2° Substance contractile. — La substance contractile des fibres cardiaques est constituée par des fibrilles striées ayant la même structure que celle des fibres musculaires ordinaires. Chez les Mammifères, elles sont groupées soit en colonnettes musculaires à section circulaire, elliptique ou polygonale ; soit en feuillets musculaires plans ou légèrement onduleux dont la section a une direction radiale (1). Souvent, surtout au voisinage du sarcoplasma central, il existe aussi des fibrilles réparties par très petits groupes ou même isolées. Ces colonnettes, feuillets ou fibrilles isolées sont d'autant plus serrés les uns contre les autres qu'on se rapproche plus de la périphérie de la fibre. Les colonnettes musculaires sont généralement creuses et formées d'une seule assise de fibrilles, mais parfois aussi elles peuvent être plus compactes et en avoir plusieurs assises disposées plus ou moins régulièrement.

Chez les Mammifères pourvus de fibres de Purkinje (Mou-

(1) Les *rubans de Kölliker*, visibles dans les coupes transversales des fibres cardiaques colorées par les anciennes méthodes, sont constitués au moins par les coupes de deux feuillets musculaires contigus.

ton, Chèvre, Porc, Bœuf, Cheval), on observe tous les intermédiaires entre les cellules de Purkinje à très minces écorces de fibrilles entourant un sarcoplasma développé et les fibres cardiaques ordinaires à axe sarcoplasmique presque nul. Chez le Cheval, dont l'endocarde est très épais, la transition des cellules de Purkinje, très volumineuses et réunies par petits groupes, aux véritables fibres cardiaques, s'établit par l'intermédiaire d'un grand nombre de fibres spéciales formant au-dessous des premières une couche de 450 μ d'épaisseur moyenne. Celles-ci, de dimensions assez considérables (D = 15 μ à 55 μ), sont formées d'un sarcoplasma très abondant dans lequel sont réparties, plus ou moins régulièrement, un nombre de fibrilles d'autant plus considérable que ces fibres sont situées plus profondément dans la paroi ventriculaire (Voy. Pl. XVI, fig. 3).

Chez les Mammifères qui sont dépourvus de fibres de Purkinje (Homme), on observe, à côté des fibres ordinaires, quelques autres fibres dont la structure rappelle celle des embryons ou des Oiseaux adultes, c'est-à-dire qu'elles sont formées d'un axe sarcoplasmique volumineux à la périphérie duquel les fibrilles sont groupées ou non en feuillets étroits à direction radiale (Voy. Pl. XVI, fig. 4). Ainsi que l'a fait remarquer von Ebner, c'est cette particularité qui a conduit certains auteurs à confondre ces dernières fibres avec de vraies cellules de Purkinje. Elles s'en distinguent cependant en ce que leurs fibrilles ont toutes des directions parallèles et ne s'entre-croisent pas, ce qui a lieu au contraire dans ces dernières, au niveau de leurs limites (Voy. mon travail sur les fibres de Purkinje [31]).

En général, à la périphérie des fibres d'un fort calibre, il existe des feuillets musculaires à direction radiale, de largeur plus ou moins grande et serrés les uns contre les autres; tandis que dans la zone sous-jacente, sont des colonnettes musculaires de forme irrégulière, moins serrées les unes contre les autres et irrégulièrement placées, ainsi que quelques fibrilles isolées. Cette disposition est

particulièrement nette chez le Cheval. Chez l'Homme, le Porc, le Mouton, et surtout le Bœuf elle est moins nette. Chez le Chien, les feuillets musculaires à direction radiale sont plus développés et plus nombreux encore que chez le Cheval. Chez le Lapin, il existe aussi des feuillets musculaires entourant une colonne sarcoplasmique centrale développée. Chez certains Mammifères (Souris, quelquefois le Mouton et le Bœuf), il n'existe que des colonnettes musculaires compactes plus ou moins confluantes, de sorte qu'à première vue les fibrilles paraissent disposées sans aucun ordre apparent dans l'intérieur de la fibre.

Chez le *Didelphys lanigera* de Guyane, appartenant au groupe des Marsupiaux, les fibres cardiaques ressemblent à celles des Mammifères ordinaires, en particulier à celles du Mouton. Chez l'Échidné, il en est tout autrement. Les fibres, d'un très faible diamètre et serrées les unes contre les autres, ont conservé une structure embryonnaire qui persiste aussi chez les Oiseaux adultes et surtout chez certains Reptiles (Chéloniens, Crocodiliens) (Voy. Pl. XVI).

Chez les Oiseaux, les fibrilles, serrées les unes contre les autres, sont disposées autour de la colonne axiale sarcoplasmique à laquelle elles forment une sorte d'écorce, comme cela a lieu chez les fœtus de Mammifères, jusqu'au moment de la naissance. Tantôt les fibrilles de l'écorce sont groupées en feuillets à direction radiale comprenant de deux à cinq éléments répartis en une seule assise (Oie, Pigeon, Martinet noir des murailles, quelquefois Canard) ; tantôt elles sont disposées sans ordre apparent et, dans ce cas, lorsque la colonne axiale sarcoplasmique est peu développée, ces fibres, à part leur faible section, ressemblent à celles des Mammifères (Poule, Perruche de Madagascar). Enfin, l'écorce de substance contractile peut comprendre seulement une assise de fibrilles très serrées les unes contre les autres, et parfois en quelques points deux assises (Geai, Poulet, Dinde). (Voy. Pl. XV, fig. 10 à 17.) Chez les Oiseaux pourvus de fibres de Purkinje (Oie, Poule, Dinde),

ces dernières, d'un diamètre notablement supérieur à celui des fibres ordinaires, sont en petit nombre et on observe très peu de formes intermédiaires entre ces deux catégories d'éléments.

Chez les Mammifères et les Oiseaux, les fibrilles des colonnettes ou des feuillets musculaires sont assez serrées les unes contre les autres et unies par une substance distincte du sarcoplasma, en ce qu'elle a plus d'affinité pour l'hématoxyline ferrique, la cœruléine (S) et qu'elle paraît plus homogène. Peut-être cela résulte-t-il seulement de la présence des membranes unissant leurs disques minces situés au même niveau et ayant plus d'affinité pour ces matières colorantes (Voy. *Structure des fibrilles*, p. 307). Dans les espaces compris entre les fibrilles et limités par ces membranes, existerait une substance liquide homogène, dérivée du sarcoplasma.

3° Noyaux. — Chez les Mammifères, les noyaux des fibres cardiaques, plongés dans le sarcoplasma central, sont placés soit exactement dans l'axe de ces fibres, soit un peu en dehors, mais en tout cas ils sont entourés de tous côtés par des colonnettes musculaires et n'arrivent jamais en contact avec le sarcolemme périphérique. Ils sont le plus souvent isolés et disposés assez régulièrement suivant la longueur de la fibre ; assez souvent cependant, on peut observer des noyaux couplés par deux et séparés l'un de l'autre par un très faible intervalle comme s'ils provenaient de la division directe d'un noyau unique. Chez le *Didelphys lanigera* de Guyane, cette dernière disposition est particulièrement fréquente. Les noyaux, de volume variable, non seulement suivant les différents animaux, mais encore chez le même animal, ont la forme d'une olive dont le grand axe peut être parfois très allongé, ce qui le fait ressembler alors à un court bâtonnet. Leurs dimensions oscillent entre les nombres suivants : diamètre, $2^{\mu},5$ à $10\,\mu$; hauteur, $8\,\mu$ à $20\,\mu$.

Chez les Oiseaux, les noyaux sont petits et ont la forme

de bâtonnets assez allongés dont le diamètre varie de 1 μ à 3 μ,5 et la hauteur de 4 μ à 20 μ. Ils sont situés dans l'axe sarcoplasmique cylindrique ou prismatique, de section à peu près régulière et à peine supérieure à la leur, qu'ils divisent ainsi en une série de tronçons ayant une longueur à peu près constante. Ces noyaux, isolés ou quelquefois couplés par deux, sont en général difficilement visibles dans les coupes longitudinales des fibres fixées au repos, parce qu'ils sont cachés par l'écorce de fibrilles serrées les unes contre les autres et qui n'est presque jamais entamée par le rasoir, à cause du faible diamètre des fibres. Pour les voir, il faut pousser très loin la différenciation à l'alun ferrique et décolorer presque complètement les fibrilles. Il est vrai que dans ces conditions, ils se décolorent eux-mêmes également. Dans les fibres fixées en contraction, au contraire, l'écorce des fibrilles paraît moins opaque et laisse voir facilement ceux-ci par transparence.

Après fixation par l'alcool absolu ou les liquides à base de subblimé et coloration à l'hématoxyline ferrique, les noyaux des fibres cardiaques des Mammifères et des Oiseaux se montrent constitués par une écorce de chromatine parfois très mince, colorée en noir foncé, de laquelle se détache un réseau de substance chromatique à mailles irrégulières et présentant un petit nombre de renflements plus ou moins volumineux, également colorés en noir intense (nucléoles nucléiniens ou pseudo-nucléoles). Assez souvent cependant, le réseau de chromatine est peu visible et il est remplacé par de fines granulations chromatiques irrégulières coexistant avec des pseudo-nucléoles plus volumineux.

Je n'ai pu, comme Hoyer, observer un centrosome au voisinage de l'un des pôles du noyau.

4° Sarcolemme. — Chez les Mammifères adultes, les fibres cardiaques sont entourées par un sarcolemme qui a déjà été décrit par plusieurs auteurs (Ramon y Cajal, Hoche, Glaser, M. Heidenhain). Il est constitué par une très fine membrane adhérente au niveau des disques minces de la

périphérie de la fibre et qui est souvent plus ou moins froncée dans le sens longitudinal. Dans les coupes longitudinales, il se présente sous forme d'une très fine ligne festonnée dont les parties rentrantes s'insèrent sur les disques minces des fibrilles périphériques et dont les parties saillantes répondent aux disques épais correspondants. Dans certaines préparations, les arceaux paraissent complètement détachés des disques épais des fibrilles périphériques de la fibre (Voy. Pl. XVII, fig. 1, 2, 3, 5 et 10); dans d'autres, au contraire, ils sont moins saillants et semblent adhérer à la surface de ces disques épais (Voy. Pl. XVII, fig. 4, 14 et 15).

Ce sarcolemme offre absolument le même aspect que celui des fibres musculaires volontaires, mais il est plus délicat, car il lui manque, comme le dit M. Heidenhain, la fine membrane particulière, transparente et élastique, que l'on peut isoler dans ces dernières; il reste à l'état de simple membrane protoplasmique limitante. Il se laisse colorer, ainsi que les disques minces, en rouge vif par l'éosine, en bleu-indigo foncé par l'hématoxyline au vanadium. Cette dernière coloration est certes plus nette et préférable à la première, mais elle est aussi plus difficile à obtenir.

Quelle est la nature de cette fine membrane ? Est-ce seulement une pellicule constituée par la partie périphérique du sarcoplasma différencié ? Ou bien est-ce une production spéciale, une sorte de cuticule sécrétée par ce sarcoplasma ? Ou bien enfin est-ce une dépendance du tissu conjonctif interfasciculaire (périmysium interne) dont il dériverait ? Tout d'abord, comme Hoche, Glaser, Heidenhain, je crois que le sarcolemme est indépendant du tissu conjonctif interfasciculaire avec lequel cependant, et contrairement à ce que pensait le premier auteur, il contracte des adhérences évidentes, ainsi d'ailleurs qu'avec les parois des capillaires (Voy. plus loin). Quant à se prononcer en faveur de l'une ou de l'autre des deux premières suppositions, cela est difficile, mais n'a peut-être pas au fond une très grande impor-

tance. Je ferai simplement remarquer qu'étant donné les rapports intimes que le sarcolemme contracte avec les disques minces, lesquels unissent entre eux les différents faisceaux de fibrilles par l'intermédiaire de minces disques sarcoplasmiques différenciés (se colorant comme le sarcolemme en bleu-indigo très foncé par l'hématoxyline au vanadium), je penche plutôt pour la première hypothèse, c'est-à-dire *que je considère cette fine membrane comme une simple différenciation de la partie périphérique superficielle du sarcoplasma.*

Comme Glaser, j'ai constaté que le sarcolemme n'est pas visible autour de toutes les fibres cardiaques. Je crois avoir observé très nettement ce qu'est devenu le sarcolemme que l'on aurait pu croire absent à première vue.

A l'état frais, les fibres cardiaques, les capillaires sanguins et le tissu conjonctif interfasciculaire sont étroitement appliqués les uns contre les autres et ils ne laissent entre eux aucun espace vide. Lors de la fixation, au contraire, ces parties subissent une rétraction plus ou moins grande à la suite de laquelle des fentes de dimensions variables apparaissent entre elles. Il arrive alors que la fine membrane sarcolemmique, tantôt reste adhérente à la surface des fibres, tantôt s'en sépare, entraînée qu'elle est par la paroi des capillaires ou le tissu conjonctif dans leur mouvement de rétraction. Si l'on examine en effet avec soin, dans des préparations colorées à l'hématoxyline au vanadium, les fentes longitudinales qui séparent les segments anastomosés des fibres cardiaques et contiennent par exemple un vaisseau capillaire, on observe les particularités suivantes : en certaines régions, la paroi du capillaire est intimement fusionnée aux sarcolemmes qui tapissent les parois de la fente et se présente sous forme d'arceaux assez épais, colorés en bleu-indigo très foncé. Dans d'autres régions où le capillaire est rétracté, il arrive que d'un côté sa paroi s'est séparée du sarcolemme, tandis que de l'autre elle y est restée adhérente. Mais, d'autres fois, cette paroi a entraîné avec elle, dans

son mouvement de rétraction, le sarcolemme qui s'est alors séparé de la fibre. Il peut encore arriver que le sarcolemme, au lieu de se séparer immédiatement de la fibre, y reste adhérent sur un court espace pour aller rejoindre ensuite la paroi du capillaire. Dans ce cas, une ligne de sarcolemme traverse obliquement l'espace compris entre le capillaire et la fibre. Dans les parties de la fibre ainsi privées de leur sarcolemme, les extrémités des disques minces ou membranes fondamentales devenues libres, font alors, en général, de légères saillies sur le contour apparent de la fibre (Voy. Pl. XVI, fig. 19).

Dans les fentes contenant du tissu conjonctif, on peut observer aussi des phénomènes analogues, mais bien moins facilement, non seulement parce que les fibrilles conjonctives y forment un lacis très compliqué, mais encore parce qu'elles ont la même coloration que le sarcolemme.

Outre le sarcolemme périphérique, il existe encore, comme M. Heidenhain l'a montré le premier, des sarcolemmes intermédiaires tapissant les fentes plus ou moins allongées que l'on observe fréquemment dans l'intérieur des fibres cardiaques. Au point où les lèvres d'une de ces fentes se joignent, les sarcolemmes qui les tapissent s'accolent l'un à l'autre pour n'en plus former qu'un seul qui se prolonge en général jusqu'au niveau d'une bande transversale scalariforme striée.

Chez les Oiseaux, le sarcolemme offre les mêmes caractères que chez les Mammifères. Il faut noter cependant que les fentes longitudinales des fibres cardiaques y sont plus rares que chez ces derniers et par suite les sarcolemmes intermédiaires qui les tapissent.

III. — Comparaison entre les fibres cardiaques des vertébrés supérieurs et celles des vertébrés inférieurs.

Si nous comparons maintenant les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs à celles des Vertébrés inférieurs au

point de vue de la façon dont elles sont ordonnées les unes par rapport aux autres, nous voyons que, chez les uns comme chez les autres, ces fibres sont anastomosées en réseaux : mais, tandis que chez les premiers, ce réseau est complet sauf de très rares exceptions, chez les seconds, au contraire, il est plus ou moins fréquemment hérissé de branches aveugles, c'est-à-dire se terminant librement entre les fibres anastomosées.

En réalité, il y a toutes les transitions entre le réseau incomplet muni de branches aveugles des Vertébrés inférieurs et le réseau complet des Vertébrés supérieurs. En effet, ces branches aveugles, très nombreuses chez les Poissons, les Batraciens, les Sauriens et les Ophidiens, deviennent très rares chez les Chéloniens et les Crocodiliens ; d'autre part, chez les Oiseaux et peut-être même chez les Mammifères elles existent parfois.

Si l'on admet, ce qui est logique, que le réseau de fibres cardiaques complètement anastomosées constitue l'état le plus parfait, on peut dire qu'au point de vue du fusionnement plus ou moins complet des fibres cardiaques, il y a un perfectionnement continu des Vertébrés inférieurs aux Vertébrés supérieurs.

Si, morphologiquement, la travée musculaire des Vertébrés inférieurs est comparable à la fibre cardiaque des Vertébrés supérieurs, il n'en est pas de même au point de vue histologique.

La travée musculaire des Vertébrés inférieurs, constituée par un petit faisceau de fibres plus ou moins étroitement anastomosées, est l'homologue d'un petit faisceau de fibres des Vertébrés supérieurs. Mais, tandis que les fibres des travées sont directement en contact, sans interposition entre elles de tissu conjonctif ou de capillaires ; au contraire, chez les Vertébrés supérieurs, les faisceaux de fibres sont pénétrés par un lacis plus ou moins compliqué de capillaires et de cellules conjonctives rameuses qui, en séparant ces fibres sur certains points, les individualisent

davantage. C'est en raison de cette disposition que les fibres cardiaques des Mammifères et des Oiseaux paraissent bien distinctes dans les coupes transversales, tandis qu'il n'en est pas de même chez la plupart des Vertébrés inférieurs. Cependant, chez les Chéloniens et les Crocodiliens où les travées sont assez volumineuses, il y a déjà dans leur intérieur quelques capillaires et des cellules conjonctives rameuses, comme cela existe d'ailleurs dans les faisceaux de fibres de la région compacte des ventricules chez tous les Vertébrés inférieurs.

L'apparition, entre les fibres, de capillaires et de cellules conjonctives, est liée à l'activité de plus en plus grande de la circulation, réclamant une nutrition des parois du cœur de plus en plus active.

Il est intéressant de faire remarquer que ce perfectionnement dans la structure des travées ou des faisceaux de fibres musculaires que l'on observe à mesure que l'on s'élève dans la série des Vertébrés, se retrouve aussi, avec toute ses phases, pendant le développement du cœur des Vertébrés supérieurs. Nous verrons, en effet, qu'à l'origine le cœur des embryons de ces derniers rappelle celui des Vertébrés inférieurs adultes.

Dans ses régions compacte et lacuneuse, il y a un véritable syncytium dans lequel s'édifient peu à peu des fibres qui, d'abord indistinctes, s'individualisent de plus en plus, par suite de l'apparition entre elles de vaisseaux sanguins et de cellules conjonctives qui se multiplient jusqu'à former autour de chacune d'elles une gaine presque complète.

La comparaison est non moins intéressante au point de vue de la structure. Quand on considère les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs, on voit que au fur et à mesure que l'on s'élève dans cette série, l'écorce de fibrilles striées prend un développement de plus en plus grand aux dépens de la masse sarcoplasmique dont le volume, ainsi que celui des noyaux qui y sont contenus, se réduit inver-

sement. Il faut cependant faire une exception pour certains Batraciens (Salamandre, Axolotl, Protée), chez lesquels le sarcoplasma et les noyaux sont très développés, tandis que l'écorce de fibrilles est relativement mince.

Les fibres cardiaques des Chéloniens et des Crocodiliens, d'une part se rapprochent de celles des Oiseaux et d'autre part de celles des Monotrèmes (Échidné) ainsi que de celles des embryons et des très jeunes Mammifères, comme on le verra plus loin. Il suit de là que, *au point de vue de la structure de fibres cardiaques, on pourrait considérer les Reptiles comme la souche commune d'où seraient dérivés les Oiseaux et les Mammifères.*

IV. — Données numériques.

En comparant les coupes transversales des fibres musculaires cardiaques chez différents animaux, j'avais été frappé non seulement par les dispositions très différentes des fibrilles dans l'intérieur du sarcoplasma, mais encore par les variations du rapport de leur masse avec celle de ce dernier. Je me proposais de déterminer ces rapports, quand parut une note de Schiefferdecker (1), où il exposait ses méthodes de mensuration pour les muscles volontaires. J'ai suivi, autant qu'il m'a été possible, les indications qu'il donne, mais je n'ai cependant pas pu le faire complètement en raison de l'irrégularité de la forme des fibres et surtout de la disposition des faisceaux de fibrilles à leur intérieur. Toutes mes mensurations ont été faites, à l'aide de dessins à la chambre claire, sur papier quadrillé au millimètre et au grossissement uniforme de 1000 diamètres. Pour évaluer la masse fibrillaire pour 100 parties de sarcoplasma, j'ai dû compter, à un grossissement de 1 500 diamètres, les fibrilles dans différentes fibres dont la surface de section était mesurée. La surface de section totale de

(1) Ueber eine nue Methode der Muskeluntersuchung (*Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur. u. Heilkunde zu Bonn*, 1902).

ces fibrilles était alors obtenue en multipliant leur nombre par la surface de section d'une fibrille qui est $0^{\mu 2},16$, leur diamètre moyen étant de $0^{\mu},45$.

Je n'ai pas cru utile de diviser les fibres cardiaques en groupes, d'après leur grosseur, en suivant une progression arithmétique ou géométrique. J'ai préféré déterminer leur surface de section maxima, minima et moyenne. Entre les deux limites, il est évident qu'on peut trouver toutes les dimensions possibles. J'ai fait les mêmes mesures pour le diamètre.

J'ai comparé la masse nucléaire seulement à la masse sarcoplasmique et non à la masse fibrillaire, mais il sera toujours facile de le faire avec les nombres qui sont donnés.

Comme il existe une très faible quantité de tissu conjonctif entre les fibres cardiaques, et qu'il est difficile de l'évaluer avec quelque exactitude, je ne m'en suis pas occupé. J'ai cru bien plus important de déterminer le nombre des capillaires qui apparaissent en moyenne dans une section déterminée de muscle cardiaque, nombre qui doit avoir un certain rapport avec l'activité nutritive, et par suite avec la puissance de ce muscle.

Chez les Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens et Reptiles), les fibres constitutives des travées musculaires n'étant pas toujours nettement distinctes dans les coupes longitudinales ou transversales, j'ai dû parfois les laisser de côté.

Comme le fait remarquer Schiefferdecker, toutes ces mesures ne sont pas à considérer comme l'expression de l'état vivant du muscle, mais seulement comme l'expression de son état lorsqu'il a été transformé par les réactifs. Il suit de là que les résultats obtenus ne sont comparables que si les cœurs ont été fixés dans les mêmes conditions et par les mêmes réactifs, ce qui a été fait.

De ces données, encore incomplètes et peut-être aussi un peu inexactes en raison de ce que les différents animaux n'ont pas toujours été pris à des phases correspondantes

Dimensions moyennes des éléments des fibres cardiaques chez les Vertébrés inférieurs.

ESPÈCE ANIMALE.	FIBRES.		NOYAUX.		MASSE FIBRILLAIRE pour 100 parties de sarcoplasma.
	Diamètre moyen en microns (μ).	Surface de section moyenne en microns carrés (μ²).	Diamètre moyen en microns.	Hauteur moyenne en microns.	
Lamproie de Planer..	6	25	3,5	8	9
— des fleuves.	8	40	4,5	13	»
Roussette petit Chat..	4	12	3,5	15	11
Torpille marbrée.....	6	25	4	20	6
Sterlet.....	3,5	8	2,5	10	18
Perche.....	3,5	8	2,5	12	14
Goujon.....	4	13	2,5	12	23
Barbeau.....	4	13	2,5	10	22
Anguille.....	3,5	9	2	8	22
Tanche.....	6,5	25	4	8	13
Truite.....	6	23	3,5	12	15
Lotte.....	3,5	9	3	6	14
Ombre de rivière.....	3	6	2	8	23
Daurade.....	3,5	9	2	5,5	18
Trigle.....	4,5	14	2,5	7	19
Salamandre.....	11	95	7	25	6
Axolotl.....	12	125	7	32	6
Protée.....	17	250	10	35	4
Grenouille.....	5	16	3,5	22	25
Lézard des murailles..	3,5	12	2	10	24
Orvet.....	6	10	3	16	20
Couleuvre vipérine...	3	6	2	14	28
Tortue grecque.....	4,5	15	3,5	16	19
Testudo tabulata.....	5,5	22	3	13	17
Crocodile.....	4	12	3	6	23

Dimensions des éléments des fibres cardiaques chez les Mammifères et chez les Oiseaux.

NOTA. — *Les fibres sont supposées prises à l'état de repos, c'est-à-dire que la hauteur d'un élément musculaire est égale à 2 μ.*

ESPÈCE ANIMALE.	DIAMÈTRE DES FIBRES CARDIAQUES EN $\frac{1}{1000}$ DE MILLIMÈTRE (μ).			SURFACE DE SECTION DES FIBRES CARDIAQUES EN MICRONS CARRÉS $\left(\frac{1}{1000}\right)^2$ DE MILLIM. (μ²).			DIMENSIONS MOYENNES DES NOYAUX.				Distance moyenne entre deux noyaux consécutifs d'une fibre (en μ).	Masse nucléaire rapportée à 100 part. de sarcoplasma et fibrilles.	Masse fibrillaire rapportée à 100 parties de sarcoplasma.	Nombre de capillaires existant dans une coupe de 10 000 μ² de surface.
	Maxim.	Moyen.	Minim.	Maxim.	Moyen.	Minim.	Diamètre maxim. moyen en μ.	Hauteur en μ.	Surface de section en microns carr. (μ²).	Volume en microns cubes (μ³).				
Pigeon j. (prêt à sort. du nid).	10	4,5	3	40	12	6	2,4	11,5	3,4	39,1	70	4,65	45	48
Perruche de Madag...	8	4	2	20	10,8	5	1	10	1	10	55	1,70	39	35
Martinet n. des mur..	11	5	2,7	45	20,5	8	1,7	10,1	2,3	23,2	60	1.88	39	30
Geai	10	6	3	35	25	7	2,3	9,1	3,9	35	74	1,70	44	32
Poule	18	9	3	100	40	7	2,9	10,2	4,5	46	75	1,53	42	28
Dinde	10	5	3	43	25	7	2,7	10,8	4,5	48	70	2,8	35	30
Canard	10	5	3	41	24	6	2,4	11,7	3,7	43,3	62	2,91	24	29
Oie	14	6	3	45	25	6	2,6	10,6	4	42,5	90	1,87	43	27
Échidné	16	8	3	60	36	7	3	11,2	4,6	51,5	95	1,50	37	38
Didelphys lanigera...	23	12	5	230	105	12	4,1	12,1	10	121	50	1,84	26	30
Souris	25	12	5	250	100	35	4	12,3	9,5	104,5	95	1,10	34	30
Lapin	22	11	4	210	95	15	4,2	14,5	11	159,5	80	2,10	28	45
Chien	45	20	5	525	185	35	5,5	10	13	130	96	0,73	30	35
Vache	50	23	5	850	250	35	5,6	19,7	16,3	221	105	0,92	29	30
Cheval	45	20	6	725	240	35	4,3	10,3	14,5	149,7	101	0,70	35	24
Mouton	25	15	5	450	120	12	4	15,3	10,1	153,5	100	1,27	26	20
Porc	45	20	5	590	230	25	4,5	12,7	15,3	194,3	85	0,99	35	28
Homme.	40	20	5	550	190	12	6,5	12,5	21,4	267,5	101	1,34	22	24

de leur développement, et que d'autre part on n'est jamais sûr d'avoir fixé leurs cœurs exactement dans les mêmes conditions, on peut tirer la conclusion suivante :

Dans chaque classe de Vertébrés, l'abondance du sarcoplasma et le volume des noyaux dans les fibres cardiaques sont en raison inverse de l'activité de l'animal et par suite de celle de son cœur, tandis que le développement de la masse fibrillaire est proportionnel à cette activité.

Pour vérifier cette conclusion, on n'a qu'à faire les comparaisons entre les éléments des fibres des séries d'animaux suivants :

1° Salamandre, Oxolotl, Protée et Grenouille ;

2° Torpille, Tanche, Anguille et Barbeau ;

3° Poule et Martinet noir des murailles ;

4° Homme et Chien.

Il faut noter cependant que dans les fibres cardiaques d'un animal déployant une grande activité musculaire et devant avoir par conséquent une activité circulatoire correspondante, la masse fibrillaire peut être moins développée proportionnellement que dans les fibres d'un animal moins bien doué, comme si une masse sarcoplasmique déterminée ne pouvait assurer la nutrition que d'une certaine masse maxima de fibrilles. Dans ce cas, les fibres sont plus nombreuses et les parois du cœur deviennent proportionnellement plus épaisses.

Par exemple, le Martinet des murailles, dont les fibres sont moins riches en fibrilles que celles du Geai, a un cœur dont les parois sont notablement plus épaisses. Le cœur de la Lamproie de Planer, dont les fibres sont pauvres en fibrilles, renferme un lacis très serré de travées musculaires, tandis que celui de l'Anguille par exemple, dont les fibres sont bien plus riches, a des travées beaucoup moins serrées les unes contre les autres.

V. — Note sur les fibres de Purkinje.

J'ai déjà décrit, dans un récent travail [31], la structure et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques chez le Mouton ; c'est pourquoi j'ai laissé les premières de côté. Toutefois, en faisant les recherches dont les résultats viennent d'être exposés, j'ai pu observer certaines particularités qui me permettent de préciser, un peu plus que je n'ai pu le faire jusqu'ici, la signification et le rôle probables de ces singulières formations.

Tout d'abord, comme je n'ai jamais rencontré, chez aucune des nombreuses et très différentes espèces animales que j'ai examinées, des fibres musculaires ayant une structure voisine de celle des cellules constitutives des fibres de Purkinje, je crois que ces dernières ne peuvent représenter une forme ancestrale des fibres musculaires des Mammifères.

D'autre part, comme les fibres de Purkinje se différencient de très bonne heure au sein de la musculature cardiaque, je suis porté à admettre, ainsi que je l'avais d'abord supposé (*C. R. Soc. de biol.*, 22 juin 1902), que ce sont des formations spéciales, différenciées en vue d'une fonction à remplir. Cette fonction est très probablement de réaliser, pendant la contraction du cœur, un certain degré de tension de l'endocarde, ainsi que l'avait d'abord supposé Reichert et comme Renaut l'a développé plus récemment [47]. Les faits suivants corroborent cette hypothèse :

Les fibres de Purkinje sont, dans le cœur d'un animal déterminé, développées en raison de l'épaisseur des parois ventriculaires (elles sont plus nombreuses dans le ventricule gauche que dans le ventricule droit). En outre, chez différents animaux, elles sont développées en raison de l'épaisseur de l'endocarde. Chez le Cheval, par exemple, où cette membrane est très épaisse, les fibres de Purkinje sont plus nombreuses que chez le Porc, le Mouton et le Bœuf où l'en-

docarde est plus mince. Chez le premier animal, beaucoup de cordages tendineux d'un diamètre notable, situés à la face interne des parois ventriculaires, sont formés d'une écorce épaisse de tissu conjonctivo-élastique, entourant un axe constitué uniquement par des fibres de Purkinje; tandis que chez le Mouton, les cordages d'un diamètre comparable renferment en outre des fibres cardiaques ordinaires. En raison de l'épaisseur de l'endocarde, les filaments de Purkinje sont souvent peu visibles à la face interne des parois ventriculaires chez le Cheval.

La bibliographie complète de cette question est indiquée à la fin de ce travail.

CHAPITRE IV

BANDES TRANSVERSALES SCALARIFORMES STRIÉES

Synonymie : Traits scalariformos (Eberth) ; ponts protoplasmiques intercellulaires (Przewoski, Mac Callum) ; zones de bâtonnets (Hoche) ; pièces intercalaires (Heidenhain).

J'ai choisi cette dénomination parce qu'elle m'a paru préférable à celles qui ont été employées jusqu'à ce jour par les différents auteurs. En effet, elle indique à la fois la disposition exacte et la structure de ces formations, tandis que celles d'Eberth ou de Hoche ne le font pas. Celle de Heidenhain rappelle une de leurs fonctions présumées, l'*accroissement intercalaire des fibres cardiaques*, qui est bien loin d'être prouvé ainsi qu'on va le voir. En admettant que le terme *pièces intercalaires* signifie seulement pièces intercalées sur le trajet des fibres cardiaques, on pourrait le conserver, surtout en le complétant par les mots *scalariformes striées* ; il conviendrait alors aussi bien que celui que j'ai choisi moi-même.

Quant à la désignation de Przewoski, elle doit disparaître, car aucun auteur n'a vu ces formations comme il les a

représentées, du moins dans le cœur normal; et, en outre, les recherches de von Ebner, de Heidenhain, de Godlewski et les miennes, établissent que les prétendues cellules musculaires constitutives des fibres cardiaques, telles que les comprenaient la plupart des auteurs jusqu'à ces derniers temps, n'existent pas.

I. — Description générale.

Si l'on examine, à un assez fort grossissement, une coupe longitudinale de muscle cardiaque d'un Mammifère adulte (surtout d'un muscle papillaire du ventricule gauche), colorée à l'hématoxyline ferrique, on voit, à des distances variables, des *bandes transversales* très fortement colorées en noir bleuâtre (plus que les disques épais) et qui divisent les fibres en segments successifs. Ces bandes transversales traversent parfois directement toute l'épaisseur d'une fibre, mais plus souvent, elles forment une sorte d'escalier à deux ou trois marches inégales, ou bien même elles peuvent figurer de nombreuses marches d'escalier irrégulières, montant et descendant de manières variées (Voy. Pl. XI, fig. 16 et 17).

Chaque marche présente à considérer un pas et un palier. Le palier ou largeur de la marche correspond à une série plus ou moins nombreuse de disques minces situés au même niveau, dont il tient la place, et le pas ou hauteur de la marche répond à l'intervalle de deux faisceaux de fibrilles. Certaines marches sont très petites, leur palier correspond à une série transversale de quelques disques minces, parfois même à un seul; leur pas peut comprendre soit un seul, soit un grand nombre d'éléments musculaires. Je rappelle que l'élément musculaire est la portion de fibrille comprise entre les milieux de deux disques minces successifs. Il arrive que sur le trajet d'un faisceau de fibrilles, il existe deux marches d'escalier superposées et séparées l'une de l'autre soit par plusieurs éléments musculaires, soit même par un seul (Voy. Pl. XI, fig. 17).

Une autre particularité sur laquelle a insisté déjà M. Heidenhain [19], est que les marches d'escalier, projetées suivant la direction de la fibre, se juxtaposent exactement sans se recouvrir jamais; disposition qui a été désignée par lui sous le nom de *bord à bord*. Si parfois elles semblent se recouvrir, cela tient, dit-il, à ce que les coupes ne sont pas exactement perpendiculaires à la surface des paliers de ces marches d'escalier et que celles-ci paraissent d'autant plus empiéter les unes sur les autres en projection, que la coupe est plus oblique. Cet auteur donne une figure très démonstrative pour appuyer son opinion.

Suivant moi, on peut encore observer, quoique assez rarement et avec une certaine mise au point, des marches qui semblent se recouvrir partiellement, sans que les coupes soient obliques. Cela arrive, d'après mes observations, lorsque deux faisceaux de fibrilles, renfermant des bandes transversales voisines, sont en contact par une surface cylindroïde, l'un ayant une section en forme de croissant, l'autre une section arrondie. Cette disposition est réalisée lors des modifications dans la course des fibrilles qui sont nécessitées par les changements de forme que doivent prendre les faisceaux de fibrilles, se reportant vers la périphérie de la fibre en prenant la forme de gouttières pour laisser libres des masses centrales de sarcoplasma, sous forme de fuseaux allongés et dans lesquelles sont placés les noyaux de cette fibre.

La figure schématique suivante (fig. 5) va très bien faire comprendre cette apparence. Soit par exemple un segment de fibre cardiaque cylindrique limité par deux bandes transversales scalariformes à trois marches (ABC, A′B′C′) et comprenant par conséquent trois faisceaux principaux de fibrilles (AA′, BB′, CC′). (Pour rendre la figure plus claire, on a supposé les fibrilles transparentes ; seules les bandes transversales sont opaques.) Au niveau de l'escalier supérieur, les faisceaux sont en contact par des surfaces planes, tandis que, au niveau de l'escalier inférieur, le faisceau cen-

tral (BB′) s'étale contre le faisceau de gauche (AA′) dont la section prend la forme d'un croissant, pour laisser libre une masse centrale de sarcoplasma (S). L'escalier inférieur (ABC), examiné suivant la direction des intersections de ses pas et de ses paliers, avec mise au point superficielle, paraîtra normal, les paliers A et C étant un peu estompés à leurs extrémités externes ($A_1B_1C_1$). Si, au contraire, la mise au point est faite sur un plan plus profond (MP), les paliers A et B paraîtront se superposer l'un à l'autre sur une certaine étendue où il s'estomperont en sens inverse, ainsi que leurs régions qui se rapprochent ou s'éloignent du plan (MP). En faisant la mise au point successivement de la surface de la fibre au plan méridien (QR), on verra les escaliers A et B se superposer suivant la largeur (*mn*) ($A_2B_2C_2$). Le même phénomène ne se produira pas à l'escalier supérieur, quelle que soit la mise au point, et comme c'est le cas général, on peut en conclure que les faisceaux de fibrilles doivent être en contact par des surfaces planes, c'est-à-dire avoir une section polygonale, ce que montre précisément l'examen des coupes transversales des fibres.

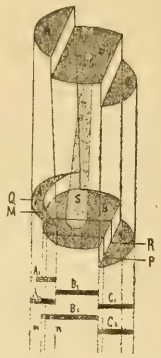


Fig. 5. — Schéma destiné à expliquer pourquoi deux paliers consécutifs d'une bande transversale scalariforme striée semblent parfois se recouvrir.

Les bandes transversales ont une hauteur variable non seulement chez les différents animaux, mais encore chez la même espèce animale suivant l'âge et les régions du cœur où on les observe. Elle est comprise en général entre celle du tiers et celle de la totalité d'un disque épais. Les bandes transversales ont rarement cette dernière dimension, bien qu'elles puissent cependant parfois la dépasser légèrement; mais *jamais je ne les ai vues atteindre la hauteur d'un élément musculaire* (Voy. Pl. XVII).

Voici un tableau où sont indiquées, pour quelques espèces animales à l'état adulte, les dimensions extrêmes et

la dimension la plus courante des bandes transversales scalariformes striées, ainsi que les distances moyennes qui séparent deux de ces formations consécutives dans les fibres de la paroi du ventricule gauche.

ESPÈCE ANIMALE.	HAUTEUR DES BANDES TRANSVERSALES en microns (μ).			DISTANCE MOYENNE entre deux bandes transversales scalariformes (grands escaliers de M. Heidenhain) traversant toute la largeur d'une fibre de la paroi du ventricule gauche (en μ).
	Maxima.	Moyenne.	Minima.	
Homme	1,6	0,8	0,6	75
Cheval	1,1	0,8	0,6	140
Vache	1,1	0,8	0,6	120
Mouton	1	0,6	0,3	125
Porc	1	0,6	0,3	150
Chien	1	0,7	0,4	130
Lapin	1	0,6	0,3	75
Souris	0,8	0,6	0,3	60
Dinde	0,5	0,4	0,3	55
Coq (quatre ans)	0,8	0,6	0,4	75
Martinet des murailles	»	0,3	»	70

NOTA. — Les fibres sont supposées fixées au repos, c'est-à-dire avec des éléments musculaires d'une hauteur égale à 2 μ. (Voy. *Structure des fibrilles*.)

La présence de bandes transversales scalariformes dans les fibres cardiaques modifie l'ordonnance de leur striation ainsi que l'a fait observer, le premier, M. HEIDENHAIN [19]. Dans la région comprise entre les marches extrêmes d'un escalier, il y a *discordance* de la striation des différents faisceaux de fibrilles comprenant les marches, tandis qu'en dehors de cette région il y a au contraire *concordance* de la striation (Voy. Pl. XVII, fig. 1 et 18). Si ces dispositions existent très généralement lorsque les bandes transversales ont une hauteur notable (Homme, Bœuf, Cheval), elles ne sont pourtant pas absolument constantes et la concordance de la striation des différents faisceaux de fibrilles d'une fibre peut ne pas exister, sur un certain parcours, en dehors de la zone d'un escalier (1) (Voy. Pl. XI, fig. 15).

(1) MAC CALLUM l'avait déjà observé [30]. Il est vrai qu'on peut objecter

D'autre part, chez les animaux où les bandes transversales sont généralement minces (Mouton, Souris, Lapin), la concordance de la striation des différents faisceaux de fibrilles n'est pas détruite par leur présence (Voy. Pl. XVII, fig. 4, 8 et 9).

II. — Répartition chez les différentes classes de Vertébrés.

Malgré les nombreuses tentatives que j'ai faites pour mettre en évidence ces formations chez les Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens et Reptiles), je n'ai obtenu que des résultats négatifs. Les travées musculaires cardiaques de ces animaux sont composées en effet, ainsi que nous l'avons déjà vu, de fibres rameuses, à branches anastomosées en réseaux, sauf quelques-unes qui se terminent librement. Ces fibres forment un véritable syncytium dans lequel existent des faisceaux de fibrilles absolument continues, à part celles qui se terminent dans les branches aveugles, c'est-à-dire non anastomosées. Chez quelques Oiseaux encore jeunes, quoique arrivés cependant à leur complet développement (1), chez les fœtus de Mammifères et même chez leurs petits quelque temps encore après la naissance, je n'ai fait également que des constatations négatives.

J'avais même cru tout d'abord que les Oiseaux étaient tou-

que cette dernière disposition n'est pas naturelle et tient à des tiraillements subis par la fibre lors de sa mort, ce qui est possible, il faut le reconnaître.

(1) Canard de trois mois et demi, Pigeon quittant le nid et Geai adulte. Chez une Oie de sept mois, je n'ai pu constater l'existence de bandes transversales dans les régions des fibres fixées au repos ; mais, dans les zones fixées en contraction, j'ai observé de très rares séries transversales de disques minces à peine plus épaissis et plus colorés que les autres. S'agit-il là de bandes transversales encore très peu développées et constituées simplement par des disques minces à peine épaissis et contre lesquels s'est appliquée la substance chromatique des demi-disques épais les plus voisins? S'agit-il au contraire d'éléments musculaires un peu plus contractés que les autres? C'est ce que je ne saurais dire encore, avant d'avoir examiné d'autres cœurs d'Oies plus âgées.

jours dépourvus de bandes transversales scalariformes striées [35]; mais, dans ces derniers temps, j'ai pu en constater nettement l'existence chez un Poulet de trois mois et demi, chez une Dinde de sept mois, chez un Martinet et surtout chez une Poule de trois ans et un vieux Coq de quatre ans. De la sorte, *les bandes transversales scalariformes striées sont des formations spéciales aux Mammifères adultes* (1), *aux jeunes Mammifères quelque temps après la naissance et aussi à certains Oiseaux déjà arrivés à leur complet développement.*

III. — Répartition dans le cœur des Mammifères et des Oiseaux.

Les bandes transversales scalariformes striées sont très inégalement réparties dans les fibres, non seulement suivant les régions du cœur où elles sont prises, mais encore le plus souvent dans celles d'une région déterminée. Chez tous les Mammifères que j'ai étudiés et aussi chez quelques vieux Oiseaux, j'ai constaté que ces formations sont bien plus nombreuses dans les parois du ventricule gauche et plus spécialement dans un muscle papillaire que dans les parois du ventricule droit. Dans les parois des oreillettes, elles sont moins nombreuses encore que dans les parois du ventricule droit (2).

Il suit de là que la répartition des bandes transversales scalariformes striées paraît liée, dans une certaine mesure, à l'activité plus ou moins grande des différentes régions du muscle cardiaque, activité qui va en décroissant des parois

(1) Ayant eu récemment à ma disposition un fragment de cœur d'Échidné conservé dans l'alcool, j'ai constaté que les fibres, très différentes de celles des autres Mammifères et semblables à celles des Chéloniens, des Crocodiliens et des Oiseaux, étaient dépourvues de bandes transversales scalariformes striées. Je ne puis cependant affirmer qu'il n'en existe aucune, car la fixation du fragment en question par l'alcool laissait un peu à désirer.

(2) Chez une Poule de trois ans et un Coq de quatre ans, ainsi que chez d'autres Oiseaux, je n'ai pu constater la présence de bandes transversales dans les fibres des parois des oreillettes.

du ventricule gauche à celles du ventricule droit et enfin à celles des oreillettes où elle est minima.

IV. — Structure.

Les bandes transversales scalariformes striées, ainsi que je l'ai déjà dit, ne sont pas identiques chez tous les Mammifères adultes. Chez l'Homme, le Bœuf, le Cheval par exemple, où leur hauteur est en général assez grande, la structure a été bien décrite pour la première fois par Hoche [20]. Après fixation des fragments de myocarde par les liquides à base de sublimé et coloration des coupes à l'hématoxyline ferrique avec une différenciation poussée assez loin, elles se laissent résoudre, sous un fort grossissement, en une série de courts bâtonnets fortement colorés en noir bleuâtre, plongés dans une substance homogène un peu moins foncée. Les bâtonnets sont placés exactement en face des disques épais des fibrilles situées de part et d'autre, mais ils en sont séparés par le faible intervalle d'une bande claire (Voy. Pl. XVII, fig. 1, 2, 6 et 7).

Chez le Lapin, le Mouton, la Souris, les Oiseaux où elles ont généralement une plus faible épaisseur, il est parfois difficile d'y distinguer des bâtonnets ; tout au plus, laissent-elles apercevoir de faibles renflements en face des fibrilles, ce qui leur donne l'aspect légèrement moniliforme (Voy. Pl. XVII, fig. 4 et 5) (1).

Quelquefois cependant, surtout lorsqu'elles ont une épaisseur un peu plus grande, elles sont striées comme chez l'Homme, quoique en général un peu moins nettement (2) (Voy. Pl. XVII, fig. 3).

Lorsque les bandes transversales scalariformes striées séparent un segment de fibre cardiaque au repos d'un autre

(1) J'en ai observé de semblables dans les parois du ventricule gauche d'un Homme âgé de vingt-deux ans et mort d'une fièvre typhoïde.

(2) C'est afin de rappeler à la fois la structure et la disposition de ces formations que je les ai désignées sous le nom de *bandes transversales scalariformes striées*.

en contraction, j'ai observé qu'aux extrémités des bâtonnets orientées vers ce dernier, existent de légers renflements fortement colorés en noir et leur donnant la forme de sortes de clous très courts. Cette modification est due à ce que la substance chromatique des demi-disques épais voisins est venue s'étaler contre cette face de la bande transversale scalariforme striée, comme l'a fait celle des autres demi-disques épais contre les disques minces les plus rapprochés (Voy. Pl. XVII, fig. 7).

Lorsque ces bandes transversales se trouvent comprises dans un segment en contraction, comme le phénomène que je viens de décrire s'est produit sur leurs deux faces, chaque bâtonnet prend la forme d'une haltère à petites boules aplaties dans le sens longitudinal (Voy. Pl. XVII, fig. 2 et 6). Si les bandes transversales sont peu distinctement striées et restent peu colorées par la laque ferrique, à la suite d'une assez forte différenciation, on voit néanmoins, sur leurs deux faces limitrophes, des demi-bandes de contraction analogues à celles qui existent de chaque côté des disques minces.

Cela montre que *les bandes transversales scalariformes striées sont des pièces ne prenant aucune part active à la contraction et dont les faces se comportent comme des disques minces dont elles tiennent d'ailleurs la place.*

Je dois signaler enfin une particularité assez curieuse dont on trouvera plus loin l'explication probable, c'est que les deux séries de disques épais voisins des faces des bandes transversales scalariformes striées ou seulement l'une d'elles, surtout lorsqu'ils sont contractés, se présentent généralement avec une teinte un peu plus claire que les autres.

La coloration à la cœruléine (S) conduit à peu près aux mêmes résultats : les bandes transversales scalariformes striées sont colorées en marron foncé et présentent des bâtonnets bien différenciés, tandis que les disques des fibrilles prennent une teinte plus pâle, ce qui rend assez souvent leurs contours peu nets.

Certaines couleurs d'aniline (rouge de thiazine, brun de thiazine) colorent très vivement les bandes transversales, de sorte qu'elles constituent d'excellents réactifs pour étudier leur disposition dans une coupe longitudinale d'un fragment de muscle cardiaque, mais souvent les bâtonnets y sont peu distincts. En revanche, leurs deux faces paraissent limitées par des lignes plus foncées en continuité avec les disques minces situés à leur niveau.

La coloration à l'hématoxyline au vanadium donne des résultats très différents des précédents et indiqués pour la première fois par M. Heidenhain [19]. Les bandes transversales scalariformes prennent une teinte rouge brun foncé à peu près uniforme et l'on n'y peut distinguer aucun bâtonnet ; en revanche, leurs deux faces se montrent bien nettement limitées par une ligne bleu foncé, identique à celle qui constitue dans ces conditions les séries transversales de disques minces situés au même niveau. C'est ce qui a fait dire à M. Heidenhain que les *pièces intercalaires* étaient limitées sur leurs deux faces par des *membranes fondamentales* (séries transversales de disques minces situés au même niveau) et l'a amené à supposer qu'elles étaient, chez les jeunes animaux, des éléments musculaires en voie de développement et chez les adultes, leurs résidus désormais incapables de subir aucune transformation.

A mon avis, cela montre tout simplement que les bandes transversales scalariformes striées ont conservé sur leurs deux faces, de minces portions ayant les mêmes réactions colorantes que les disques minces, ce qui s'explique d'ailleurs puisqu'elles en dérivent, ainsi qu'on le verra plus loin (1) (Voy. Pl. XVII, fig. 10).

(1) Je tiens à remercier ici M. le professeur Martin Heidenhain de l'amabilité qu'il a eue de m'envoyer d'excellentes préparations de muscle cardiaque humain, colorées à la cœruléine (S), au rouge de thiazine, au brun de thiazine, à l'hématoxyline au vanadium, et qui ont été pour moi de la plus grande utilité.

V. — Modifications des bandes transversales scalariformes striées précédant la dissociation segmentaire des fibres cardiaques.

Afin de pouvoir mieux préciser la nature et la signification véritable des bandes transversales scalariformes striées, j'ai cru utile de chercher quelles modifications elles subissaient dans certaines myocardites aiguës se terminant par la dissociation segmentaire des fibres cardiaques. Les résultats que j'ai obtenus, tout en étant analogues à ceux des différents auteurs qui se sont occupés de la question (1), renferment cependant quelques points nouveaux d'un certain intérêt.

Chez un jeune soldat mort d'une fièvre typhoïde ayant entraîné des accidents de myocardite aiguë, j'ai constaté, dans les coupes d'un muscle papillaire du ventricule gauche et d'un fragment de la paroi du même ventricule, les particularités suivantes : un assez grand nombre de fibres cardiaques étaient complètement dissociées en segments courts, morts à l'état de contraction et ne montrant aucune bande transversale scalariforme striée. Les autres fibres présentaient des bandes transversales plus ou moins profondément altérées et formant des sortes d'étranglements en général peu accentués. Il restait cependant de très rares bandes transversales ayant conservé encore leur constitution normale. Dans le premier cas, il y a une véritable dissociation segmentaire, puisqu'on ne retrouve aucune trace des bandes transversales qui unissaient les segments. Dans le deuxième cas, on peut suivre pour ainsi dire pas à pas toutes les phases de la dissociation des segments, ce qui permet, jusqu'à un certain point, de se rendre compte du mécanisme probable suivant lequel s'est effectuée cette dissociation.

(1) Voy. p. 204 et 205.

Une modification constante et qui frappe tout d'abord, c'est que les bandes transversales scalariformes striées sont considérablement élargies et que, contrairement à ce qui a lieu normalement, elles ne sont que très peu colorées (moins que la masse des fibres). En examinant ces formations avec un très fort grossissement, on voit qu'elles présentent une très fine striation longitudinale déterminée par la présence de minces filaments allongés, rappelant l'aspect de ceux que Przewoski a figurés chez l'Homme âgé atteint d'œdème cardiaque. Parfois les deux séries d'éléments musculaires, en contact avec elles, ont subi une sorte de dégénérescence plus ou moins complète. Dans ce cas, ils ne sont qu'à peine colorés et leur place est marquée par deux bandes claires d'épaisseur irrégulière, séparant les bandes transversales des extrémités des segments de fibres situés de part et d'autre (Voy. Pl. XVII, fig. 13).

D'autres fois, l'altération ne s'est produite que sur l'une des faces des bandes transversales (Voy. Pl. XVII, fig. 11 et 12).

Dans les régions peu altérées de ces formations, on voit que les extrémités des fins filaments sont légèrement renflées et ressemblent aux *stratum granulosum terminale* de Przewoski, mais ces renflements sont un peu moins nets que ceux qu'il a figurés (Voy. Pl. XVII, fig. 11 et 12).

En comparant ces bandes transversales altérées avec celles qui sont normales, on voit que les minces filaments ne sont que des bâtonnets étirés suivant leur longueur et que les renflements qui les terminent sont produits par la substance chromatique des disques épais les plus voisins qui, dans la phase de contraction, est venue s'appliquer contre leurs extrémités. On n'observe pas en effet de pareils renflements là où les éléments musculaires les plus voisins sont dégénérés (Voy. Pl. XVII, fig. 11 et 13).

L'étirement assez notable des bâtonnets des bandes transversales unissant les segments des fibres cardiaques en contraction, montre que ces formations ont perdu en

partie leur résistance dans le sens longitudinal (1).

Les rétrécissements plus ou moins marqués, existant assez souvent dans les fibres cardiaques en contraction au niveau de ces bandes transversales altérées, montrent que les éléments musculaires situés à leur contact ont perdu en partie leur résistance; ils se sont laissés distendre au lieu d'entraîner ces bandes avec eux, pendant leur élargissement transversal (Voy. Pl. XVII, fig. 13).

D'après ce qui vient d'être dit, je crois que le mécanisme de la segmentation des fibres cardiaques est le suivant :

1° Les bandes transversales perdent leur résistance dans la sens longitudinal (élargissement de ces bandes transversales par étirement des bâtonnets qui s'amincissent et ressemblent alors aux ponts protoplasmiques de Przewoski).

2° Les séries d'éléments musculaires situés au contact de ces bandes transversales altérées dégénèrent (ils ont perdu la propriété de se colorer), ce qui amène la dissociation des segments de fibres cardiaques.

3° Les bandes transversales ainsi isolées des segments de fibres cardiaques qu'elles unissaient, disparaissent enfin par dégénérescence puisqu'on n'en retrouve plus de trace entre les extrémités séparées de ces segments. Je ne pense pas que la dégénérescence complète des bandes transversales scalariformes striées précède celle des éléments musculaires en contact avec elles. En effet, alors qu'ils sont à peu près complètement dégénérés, on observe encore la striation de ces bandes transversales, due à la présence de bâtonnets étirés, mais non munis de renflements à leurs extrémités ; ces renflements devant être précisément produits par la substance chromatique des disques épais des éléments les plus voisins qui sont dégénérés (Voy. Pl. XVII, fig. 13).

(1) N'ayant pu observer de bandes transversales ainsi altérées, comprises entre deux segments de fibres cardiaques au repos, je ne saurais dire si les bâtonnets étirés ont perdu également leur élasticité, c'est-à-dire la faculté de reprendre leur forme primitive quand la traction à laquelle ils ont été soumis a cessé.

VI. — Développement.

Les bandes transversales scalariformes striées, tenant la place de séries de disques minces situés au même niveau et n'existant ni chez les embryons d'Oiseaux et de Mammifères, ni chez ces jeunes animaux, doivent probablement se développer, chez ces derniers, à une époque plus ou moins éloignée de la naissance et aux dépens de quelques-uns de ces éléments. C'est ce que j'ai pu constater avec certitude.

Chez le Mouton de cinq mois, j'ai pu observer, sur le trajet des fibres cardiaques, de rares séries de disques minces épaissis s'étendant, au même niveau ou à deux niveaux légèrement différents, dans toute la largeur de la fibre. Elles n'atteignent qu'à peine la hauteur d'un demi-disque épais et ont conservé leur réaction colorante vis-à-vis de l'hématoxyline ferrique-éosine, c'est-à-dire qu'elles se présentent comme des lignes épaissies, de couleur rouge vif, sans aucune trace de striation ou pointillé noir dans leur intérieur. D'autres, au contraire, présentent un fin pointillé gris ou noir, constitué par de fines granulations situées vis-à-vis des extrémités des fibrilles en contact avec cette série de disques minces épaissis. Chez le Porc de cinq mois, ces formations, un peu plus nombreuses, sont plus souvent disposées en escalier à deux marches et présentent aussi plus souvent une fine striation colorée en noir ou seulement en gris. Ce sont là sûrement des bandes transversales scalariformes striées en voie de développement.

Chez le Veau de six semaines, il existe déjà ces bandes transversales disposées en marches d'escalier et colorées fortement en noir par l'hématoxyline ferrique. Elles sont cependant encore très minces et leur striation est à peine visible.

Chez le Veau de six mois, elles sont encore plus nombreuses

et ont déjà acquis leur structure et leur réaction colorante définitives, bien que leur hauteur soit encore notablement plus faible que chez le Bœuf adulte. Elle est à peu près égale à celle des mêmes éléments chez le Mouton adulte de trois ans (Voy. Pl. XVII, fig. 14, 15, 16, 17 et 18).

Chez l'Homme, le développement des bandes transversales scalariformes striées est bien plus tardif. En effet, je n'ai pas réussi à en mettre en évidence chez l'Enfant de sept mois et chez l'Enfant de un an. Il est bon de dire que, à cette époque, les fibres cardiaques se sont encore très peu modifiées depuis la naissance et qu'elles sont toujours constituées par un cylindre de sarcoplasma entouré par une très mince écorce de fibrilles. Chez le Mouton, le Porc, le Veau, au contraire, les fibres atteignent rapidement après la naissance leur structure définitive.

J'ai observé, chez les jeunes animaux où les bandes transversales scalariformes striées sont en voie de développement et assez souvent même chez les adultes, ainsi que je l'ai déjà dit, que dans les séries voisines de ces formations les disques épais sont moins bien colorés que les autres, ce qui les fait paraître plus grêles et moins nets. Je suppose que ce sont là des éléments musculaires en voie de développement, en sorte que l'*accroissement en longueur des fibres cardiaques se ferait, chez les jeunes animaux, par l'apparition de nouveaux éléments musculaires au contact, mais non aux dépens des bandes transversales, ainsi que l'avait supposé* M. Heidenhain. Je ne saurais dire si ces disques épais de nouvelle formation proviennent du dédoublement des disques anciens qui les avoisinent ou bien se différencient directement au sein des fibrilles ; cependant, étant donné la loi générale de multiplication des éléments cellulaires par divisions répétées de parties préexistantes, je penche fortement pour la première hypothèse.

Cette hypothèse du mode d'accroissement en longueur des fibres cardiaques explique pourquoi les bandes transversales scalariformes striées qui apparaissent, chez les

jeunes animaux, sous forme de simples lignes transversales, acquièrent souvent plus tard la forme d'escalier à plus ou moins nombreuses marches irrégulières. En effet, le développement, au contact d'une bande transversale primitivement rectiligne, de séries de disques épais, tantôt vers une face, tantôt vers une autre, la transforme en une bande transversale scalariforme telle qu'on en observe précisément chez les animaux adultes dont les fibres cardiaques ont atteint leur taille définitive.

En résumé, les bandes transversales scalariformes striées proviennent de séries de disques minces situés au même niveau et qui se sont modifiés de la façon suivante :

1° Épaississement de ces disques minces qui ont conservé cependant leur réaction colorante vis-à-vis de l'hématoxyline ferrique-éosine ;

2° Apparition d'une légère striation longitudinale due à la présence de fines granulations ou courts bâtonnets ayant une certaine affinité pour l'hématoxyline ferrique et colorés en gris plus ou moins foncé ;

3° Changement de leur composition chimique se traduisant par une affinité générale de plus en plus grande pour le réactif précipité ;

4° Transformation en bandes transversales scalariformes plus ou moins compliquées, pendant que les deux dernières modifications se produisent, par suite du développement de nouveaux éléments musculaires à leur contact, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre.

VII. — Signification et rôle probables.

Avant de parler de la signification et du rôle probables des *bandes transversales scalariformes striées*, je vais d'abord essayer de réfuter l'opinion des anciens auteurs qui les considéraient comme les limites des cellules constitutives des fibres cardiaques ainsi que les hypothèses proposées

récemment par M. Heidenhain (1) et von Ebner (2), réfutation que j'ai déjà tentée dans mon précédent travail [31] (3), mais que mes nouvelles recherches me permettent maintenant de faire d'une façon à la fois plus précise et plus complète.

A. — Les bandes transversales scalariformes striées ne peuvent être regardées comme les limites des cellules constitutives des fibres cardiaques comme on le supposait autrefois (depuis les travaux d'Eberth) et comme certains auteurs (Przewoski, Mac Callum) avaient essayé récemment de l'établir de nouveau.

En effet, comme von Ebner et M. Heidenhain, j'ai observé que ces bandes transversales sont souvent disposées assez irrégulièrement sur le trajet des fibres cardiaques. A côté de celles qui limitent des segments à peu près réguliers mono- ou binucléés, on en voit d'autres qui bornent soit des segments très courts non nucléés (réduits parfois à une unique rangée transversale d'éléments musculaires de quelques fibrilles ou même à un seul de ces éléments), soit des segments très longs et polynucléés.

Veut-on par exemple, comme l'a fait M. Heidenhain [19] essayer de contourner un territoire cellulaire limité par des bandes transversales scalariformes et par des surfaces libres de fibres, on obtient des fragments musculaires très irréguliers munis de nombreux noyaux et comprenant souvent dans le sens transversal plusieurs segments de fibres anastomosées latéralement. De tels fragments n'ont sûrement rien à voir avec des cellules (Voy. fig. 2, p. 251, et fig. 8 de Heidenhain, p. 52). J'ai constaté en outre, comme je l'ai dit plus haut, que les bandes tranversales scalariformes striées sont très inégalement réparties, non seulement chez les différents Mammifères, mais encore dans le cœur du même animal suivant la région considérée, ce qui est

(1) Voy. p. 219.
(2) Voy. p. 215.
(3) Voy. p. 40, 41, 45 et 46 de ce travail.

encore un argument contre la théorie cellulaire des fibres cardiaques.

Enfin, j'ai montré [33] que ces formations n'existent pas chez les embryons de Mammifères jusqu'au moment de la naissance et même encore quelque temps après. Avec M. Heidenhain et Godlewski, j'ai constaté que chez l'embryon, de très bonne heure, les éléments constituants du myocarde sont ordonnés en un réseau à mailles étroites et fusionnés en un vaste *syncytium* multinucléé, dans l'intérieur duquel se développent peu à peu les fibrilles striées qui sont absolument continues tout en s'étendant sur de nombreux territoires cellulaires primitifs.

Pour ces raisons, nous pouvons d'abord dire, d'accord avec von Ebner et M. Heidenhain, que *les bandes transversales scalariformes striées sont des formations qui n'ont sûrement rien à voir avec les limites des prétendues cellules cardiaques, lesquelles n'ont aucune existence réelle.* Nous pouvons aussi, comme nous l'avons déjà fait dans notre premier travail [32], proposer d'abandonner définitivement comme inexacts, les termes de *traits* ou *bandes de ciment intercellulaires* et de *ponts protoplasmiques intercellulaires* (1).

B. — En ce qui concerne l'hypothèse de M. Heidenhain qui regarde ces formations (qu'il appelle *Shaltstücke* ou *pièces intercalaires*) comme des parties destinées à l'accroissement longitudinal intercalaire des fibres cardiaques chez les jeunes animaux ; chez les adultes, ces pièces intercalaires n'étant que des parties restantes indifférentes, d'une épaisseur plus faible que la hauteur d'un élément musculaire et

(1) Hoche avait prétendu [20] que les sarcoplasmas des segments de fibres cardiaques (cellules pour cet auteur) limités par les *zones de bâtonnets*, communiquaient par les intervalles compris entre les bâtonnets. Si, dit von Ebner, cette communication des sarcoplasmas à travers la ligne de ciment était exacte, ce serait une fin apportée à l'enseignement des cellules cardiaques séparées. Je ferai remarquer que, s'il est possible en effet que cette communication ait lieu, il n'est pas sûr, en raison des réactions colorantes spéciales de ces parties, qu'elle soit aussi facile que celle qui existe entre les fibrilles.

incapables de se transformer désormais en substance striée, je ferai les objections suivantes :

1° Si les pièces intercalaires, chez les jeunes animaux, se différenciaient, après accroissement, en donnant naissance à partir de l'une de leurs faces, à de nouveaux éléments musculaires, on devrait nécessairement rencontrer chez eux au moins quelques-unes d'entre-elles dont la hauteur soit plus considérable que celle d'un élément musculaire. Or, dans les nombreuses préparations du cœur des différents Mammifères que j'ai faites, je n'ai jamais observé de pièce intercalaire dépassant ou même atteignant la hauteur d'un élément musculaire. Bien plus, j'ai constaté, ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, que chez les jeunes animaux, les pièces intercalaires sont moins nombreuses et moins hautes que chez les adultes, ce qui est précisément le contraire de ce qui devrait avoir lieu d'après l'hypothèse de M. Heidenhain.

2° Si les pièces intercalaires servaient à l'accroissement longitudinal des fibres cardiaques, on devrait spécialement les rencontrer là où cet accroissement est le plus rapide, c'est-à-dire dans les cœurs d'embryons ou de très jeunes animaux. Or, je n'ai jamais réussi jusqu'à présent à en mettre en évidence dans le cœur des fœtus de Mammifères (Homme, Bœuf, Mouton, Porc), jusqu'au moment de la naissance et même encore peu de temps après, ainsi que chez certains jeunes Oiseaux venant d'atteindre leur complet développement (1).

3° Les pièces intercalaires présentent, surtout chez les jeunes animaux, des réactions colorantes spéciales, différentes de celles des disques épais, de sorte que leur portion qui se transformerait en éléments musculaires devrait changer de constitution, ce qui serait assez singulier.

4° A ces trois objections, je puis encore ajouter celle que von Ebner a émise dans une récente communication [13 *bis*]

(1) Cet argument que j'avais formulé dans mon premier travail [31] a été repris par von Ebner dans une note toute récente [13 *bis*].

et qui est du même genre que la précédente. Cet auteur s'est en effet exprimé ainsi : « A l'aide du microscope polarisant, on peut nettement reconnaître, dans les fragments de muscle cardiaque conservés dans l'alcool et rendus transparents dans l'huile d'origan, que la *strie de ciment* (pièce intercalaire) est isotrope et qu'elle est limitée des deux côtés par les extrémités anisotropes de disques (Q). Cette propriété optique répond au phénomène d'une strie de contraction et non pas à celui d'un élément musculaire qui devrait contenir dans son milieu un disque (Q) anisotrope (1). »

C. — Von Ebner, ainsi que je l'ai dit plus haut (2), considère les *lignes cimentaires* des auteurs soit comme des plis ou des déchirures transversales des fines membranes de tissu conjonctif (périmysium) qui entourent les fibres cardiaques et qui apparaissent spécialement dans les préparations à l'argent, soit comme des stries brillantes qui traversent vraiment la substance contractile suivant une ligne transversale directe ou brisée en marches d'escalier et qui proviennent de contractions locales (*contractions de plissement* = « *Shrumpfcontraction* ») pendant la mort de la fibre.

(1) Je cite ici cette propriété observée tout récemment par von Ebner, simplement pour combattre l'opinion de M. Heidenhain, car, selon moi, elle montre seulement que *la pièce intercalaire est d'une nature différente de celle du disque épais, mais n'établit pas nécessairement qu'elle est une strie de contraction.* J'ai examiné moi-même des coupes longitudinales de fibres musculaires cardiaques à la lumière polarisée et j'ai constaté, comme von Ebner, qu'en effet elles sont isotropes. Dans ces conditions, on les voit sous forme de bandes noires très distinctes des autres par leur largeur plus grande, puisqu'elles sont constituées à la fois par les stries de ciment et les bandes claires [(B*c*) ou (J)] également isotropes qui les bordent, tandis que les bandes noires ordinaires ne comprennent qu'une série transversale de disques minces [(D*m*) ou (Z)] et les bandes claires adjacentes. En somme, l'épaisseur de ces bandes surpasse celle des bandes ordinaires, de la différence qui existe entre l'épaisseur de la soit-disant strie de ciment et celle d'un disque mince (Voy. pl. XVIII, fig. 3).

D'après cela, et étant donné que les fibrilles sont formées d'éléments absolument identiques entre eux, il est extrêmement difficile, pour ne pas dire impossible, d'expliquer pourquoi une strie anormale de contraction est notablement plus épaisse que les stries normales. D'où pourrait bien provenir en effet la substance nécessaire à son édification puisque les parties voisines sont restées absolument identiques entre elles ?

(2) Voy. p. 215.

Je me rallie entièrement à l'opinion de von Ebner en ce qui concerne la signification des soi-disant lignes cimentaires imprégnées en noir par le nitrate d'argent et qui sont extérieures à la substance contractile. Sans avoir répété toutes les expériences de cet auteur, je ferai cependant sur ce point les deux remarques suivantes :

1° En essayant d'imprégner au nitrate d'argent, chez le Mouton, les lignes de ciment que l'on supposait exister entre les cellules de Purkinje et les soi-disant cellules constitutives des fibres cardiaques, je n'ai obtenu, en ce qui concerne ces dernières situées sous l'endocarde, qu'une coloration brunâtre à peu près uniforme, avec quelques zones longitudinales étroites et plus foncées correspondant aux espaces interfasciculaires renfermant du tissu conjonctif. Ce résultat a été obtenu probablement, d'après les expériences de von Ebner, parce qu'il n'y avait aucune déchirure du périmysium.

2° Les traits scalariformes d'Eberth s'obtiennent facilement avec les fibres cardiaques superficielles de la cloison interauriculaire. Or, nous avons vu que précisément c'est dans ces régions du cœur que les bandes transversales existant véritablement dans l'intérieur de la substance contractile et observables dans les coupes colorées sont le moins nombreuses, à tel point que parfois, même dans une coupe de quelque étendue, on n'en peut trouver aucune.

Quant aux stries brillantes qui traversent véritablement la substance contractile suivant une ligne transversale directe ou brisée en marches d'escalier, je ne puis accepter, avec von Ebner, qu'elles sont le résultat de contractions locales anormales se produisant lors de la mort des fibres (stries d'épaississement) et cela pour les raisons suivantes qui me paraissent très sérieuses :

1° Ainsi que von Ebner et que d'autres auteurs (Godlewski, M. Heidenhain), j'ai toujours constaté que les fibrilles cardiaques chez les embryons de Mammifères (Homme, Mouton, Bœuf, Porc, Chat), jusqu'au moment de la naissance, sont

absolument continues, et ne présentent jamais sur leur parcours de ces stries d'épaississement. J'ai observé aussi la même structure chez les jeunes Mammifères quelque temps après la naissance et chez certains jeunes Oiseaux ayant cependant atteint leur complet développement. De ces faits il résulte que, si ces formations étaient des stries d'épaississement provenant de contractions anormales causées par la mort des fibres, elles se produiraient aussi bien chez les embryons, les nouveau-nés et certains jeunes animaux que chez les adultes par les mêmes méthodes de fixation, puisque ces fibres sont formées de fibrilles ayant absolument la même constitution chez les uns et chez les autres.

2° Si ces stries brillantes provenaient de contractions anormales, localisées, d'une part, on devrait observer leur présence dans des conditions identiques, soit dans les muscles volontaires, soit surtout dans le cœur des jeunes Oiseaux et des Vertébrés inférieurs, ce qui n'arrive jamais; d'autre part, leur nombre devrait varier suivant les conditions dans lesquelles le cœur a été fixé. Or, que le cœur soit fixé au moment de la mort de l'animal ou quelque temps après, le nombre de ces formations est à peu près constant, pour une même espèce animale, au même âge et dans la même région du cœur.

3° J'ai suivi avec soin toutes les modifications de forme que subissent les disques épais et les disques minces pendant les différentes phases de la contraction et jamais je n'en ai vu une série présenter l'aspect de ces bandes transversales scalariformes striées (1). M. Heidenhain réfute la théorie de von Ebner d'une façon analogue. Se fondant sur ce fait que les bandes transversales scalariformes striées sont limitées sur leurs deux faces par des membranes fon-

(1) Von Ebner, dans sa récente note [13 *bis*], a réfuté cet argument en déclarant qu'une strie de contraction anormale, provenant d'un phénomène de mort, ne peut être parfaitement semblable à une strie de contraction, fixée lors d'une contraction normale de la fibre musculaire. Je ferai simplement remarquer que, si cette assertion peut être exacte, rien ne l'établit.

damentales ou disques minces des éléments musculaires des fibrilles qui sont en contact avec elles, il dit : « Si les pièces intercalaires ne sont que des stries d'épaississement ou de contraction d'une série transversale d'éléments musculaires, il doit apparaître contre les membranes fondamentales qui les limitent, des demi-bandes de contraction, ce qui n'arrive jamais. »

4° Les bandes transversales scalariformes striées sont très variables, ainsi que je l'ai établi, au point de vue de leurs dimensions et de leurs réactions colorantes, non seulement chez les différents Mammifères, mais encore chez le même animal suivant l'âge ou la région du cœur considérée. Ce fait s'oppose absolument, suivant moi, à ce qu'elles dérivent d'éléments musculaires identiques chez tous.

5° La fragmentation des fibres cardiaques que l'on observe à la suite de myocardites aiguës ou chroniques, n'est pas due, comme le pense von Ebner, à l'apparition de stries d'épaississement, mais bien comme le croyaient Renaut et Browicz, à une dégénérescence spéciale des bandes transversales scalariformes striées (lignes cimentaires), dégénérescence dont j'ai pu préciser le mécanisme dans la myocardite typhique (Voy. plus haut).

6° Von Ebner fait enfin remarquer que les lignes de ciment divisant les fibres cardiaques en segments courts, seraient un obstacle à leur contraction normale, c'est-à-dire avec raccourcissement dans une direction rectiligne parallèle à l'axe de ces fibres et élargissement dans le sens transversal. En effet, dit-il, « à chaque contraction, une partie du travail produit devrait être employée à l'élargissement des lignes de ciment qui doivent être élastiques, sans quoi les segments de fibres contractés prendraient la forme d'un tonneau (dont le ventre serait au milieu de l'intervalle des deux lignes cimentaires formant ses extrémités) ». Or, dit-il, « cela ne se produit pas en réalité et serait impropre au plus haut degré au point de vue physiologique ».

Voici les observations que j'ai faites sur ce point : très

souvent, les bandes transversales scalariformes striées séparent deux segments de fibre cardiaque dont l'un est au repos et l'autre en contraction. Dans ce cas, le segment en contraction s'élargit sur une faible longueur et atteint rapidement son diamètre maximum, tandis que le segment au repos diminue très légèrement de diamètre. Lorsque des bandes transversales scalariformes striées sont comprises entre deux segments contractés, elles ont le même diamètre que ces segments ; quelquefois cependant, mais rarement, un très léger étranglement existe à leur niveau (Voy. Pl. XVII, fig. 7). Cela montre que les bandes transversales sont élastiques, mais qu'elles opposent pourtant à l'extension transversale une résistance un peu plus grande que celle des disques minces.

Si une certaine quantité de travail est perdue à chaque contraction pour étendre les bandes transversales scalariformes striées, ce travail n'est pas inutile. En effet, dès qu'une contraction vient de finir, l'élasticité des bandes transversales mise en jeu rapproche les fibrilles et les ramène dans leur position normale, ce qui favorise l'établissement du stade de repos. D'ailleurs, on admet généralement que les disques minces unissant transversalement au moins les fibrilles des diverses colonnes musculaires et peut-être même certaines colonnes entre elles, jouent également le rôle de pièces élastiques. Dans les muscles volontaires, cette fonction est dévolue, non seulement aux disques minces qui sont unis transversalement dans toute la largeur de la fibre, les colonnes musculaires étant très serrées les unes contre les autres, mais encore au sarcolemme qui est une enveloppe élastique ayant une certaine résistance. Dans les fibres cardiaques, le retour à l'état de repos ne peut avoir lieu de la même manière parce que, d'une part, les colonnes musculaires, groupées plus ou moins régulièrement et assez espacées en général, ne sont peut-être pas très bien unies transversalement par les disques minces qui ne s'étendraient pas dans toute la largeur des fibres, et

que, d'autre part, le sarcolemme est trop mince pour offrir une certaine résistance élastique. Il est alors très vraisemblable que le retour des fibres cardiaques de l'état de contraction à l'état de repos est dû, au moins en partie, à l'élasticité des bandes transversales scalariformes striées.

En résumé, d'une part, la notion des lignes cimentaires intercellulaires doit être définitivement abandonnée ; d'autre part, on vient de voir que les objections sérieuses ne manquent pas, aussi bien à la théorie de M. Heidenhain qu'à celle de von Ebner, ce qui permet au moins de dire que, pour être considérées comme exactes, l'une ou l'autre de ces théories devraient être appuyées par des preuves plus convaincantes que celles qui ont été données jusqu'à ce jour pas leurs auteurs. Dans ces conditions, nous devons chercher une autre signification et un autre rôle aux bandes transversales scalariforme striées.

A. — En ce qui concerne la signification de ces formations, leur développement nous a montré que *ce sont des disques minces modifiés au point de vue de leur dimension en épaisseur et de leur structure.* D'ailleurs, ainsi que nous l'avons vu, lorsqu'elles se trouvent en contact avec un segment de fibre cardiaque en contraction, la substance chromatique des demi-disques épais voisins s'est fusionnée avec les extrémités des bâtonnets en s'étalant légèrement à leur niveau comme elle l'aurait fait contre une série transversale de disques minces (Voy. Pl. XVII, fig. 2, 3, 6 et 7).

B. — En ce qui concerne le rôle des bandes transversales scalariformes striées, une première idée qui vient naturellement à l'esprit, c'est de se demander si leur présence n'est pas liée à la disposition rétiforme des fibres musculaires cardiaques, puisqu'il n'en n'existe pas dans les fibres musculaires ordinaires qui ont la même structure, mais dont les directions sont rectilignes et parallèles. Dans ces conditions, tenant constamment la place des disques minces, qui, comme on le sait, unissent latéralement les fibrilles, elles seraient chargées de les maintenir fortement unies en

faisceaux de distance en distance, pendant leur contraction. En effet, en raison des divisions et anastomoses répétées des fibres cardiaques, surtout lorsque le réseau est à mailles courtes, leurs fibrilles ont, par très petits groupes, des trajets en forme de lignes brisées assez compliquées, trajets qui, au moment de la contraction du cœur, tendant à devenir rectilignes, pourraient amener leur séparation, c'est-à-dire la dissociation de ces fibres cardiaques en tout petits faisceaux s'entre-croisant dans tous les sens, s'ils n'étaient pas fortement unis, entre eux, de distance en distance, par ces bandes transversales (1).

Chez les Oiseaux, où les fibres cardiaques sont anastomosées en réseau, les bandes transversales scalariformes striées sont en général moins épaisses que chez les Mammifères et se développent plus tardivement ; très probablement même, elles n'existent pas chez tous les Oiseaux. Cela peut tenir, en dehors de leur rang dans la série animale dont il faut tenir un certain compte, aux dispositions anatomiques suivantes : 1° ces fibres ont un très faible diamètre et par suite leurs disques minces sont assez résistants pour maintenir les fibrilles solidement unies entre elles : 2° le réseau qu'elles forment est à mailles très allongées et étroites, c'est-à-dire que ces fibrilles étant presque parallèles, n'ont que peu de tendance à se séparer les unes des autres pendant leur contraction (Voy. fig. 3). Ces formations n'existent pas chez les fœtus de Mammifères et même chez les jeunes, quelque temps encore après la naissance, probablement pour des raisons analogues et surtout parce que le développement de ces êtres n'est pas encore achevé.

Chez les Vertébrés inférieurs, il n'existe pas non plus de bandes transversales scalariformes striées. Cela tient sans doute, d'abord à leur rang peu élevé dans l'échelle zoologique

(1) M. Heidenhain leur a attribué un rôle analogue en disant *qu'elles se tiennent dans un rapport étroit avec la fasciculation et l'anastomose successives des fibres cardiaques et apparaissent en général aux nœuds du plexus qu'elles forment.*

et aussi à ce que les fibres, en raison de leur groupement en faisceaux (région compacte) ou en travées (région lacuneuse), entourés par une gaine résistante de tissu conjonctif ou d'endocarde, n'ont aucune tendance à se séparer pendant la contraction. Seuls, les travées et les faisceaux pourraient le faire, puisqu'ils se comportent à peu près comme les fibres mêmes des Mammifères adultes.

2° L'élasticité des bandes transversales, distendues pendant la contraction, doit favoriser le retour rapide des fibres cardiaques à l'état de repos. D'autre part, cette élasticité, dans le sens longitudinal, doit jouer également un certain rôle dans le fusionnement des diverses secousses se produisant lors de la systole cardiaque, en raison de la contraction non simultanée du ventricule dans toutes ses parties.

3° Ainsi que je l'ai déjà dit, et comme du reste Hoche l'a observé le premier, les bandes transversales scalariformes striées séparent souvent des fibres cardiaques en segments au repos et en contraction (1). D'après cette observation, l'hypothèse suivante se présente tout naturellement à l'esprit : *Lors de la systole cardiaque, une partie seulement des segments des fibres doit se contracter pendant que les autres restent au repos et les bandes transversales scalariformes striées sépararaient précisément ces segments au repos et en contraction, se comportant ainsi comme des tendons minuscules répartis suivant la longueur de ces fibres.*

Cette hypothèse, d'une haute portée physiologique, est corroborée par plusieurs autres observations convaincantes :

a. Si l'on fixe des fragments d'un cœur en rigidité cadavérique, c'est-à-dire ayant les cavités ventriculaires presque nulles, on trouve, en examinant des coupes de ces fragments, que tous les segments des fibres ne sont pas en contrac-

(1) Quand il n'existe pas de bandes transversales scalariformes striées (fœtus de Mammifères, jeunes Oiseaux), on passe graduellement d'un segment au repos au segment en contraction qui le suit. Il y a, en effet, au niveau de l'union de ces segments, deux à quatre éléments musculaires qui offrent des formes de passages entre celles de leurs propres éléments qui sont respectivement au repos et en contraction.

tion, mais qu'un certain nombre sont restés au repos.

b. J'ai établi [32] que les longueurs d'un segment d'une fibre cardiaque au repos absolu et en contraction, sont entre eux comme les nombres 9 et 4, c'est-à-dire qu'une fibre complètement contractée a perdu plus de la moitié de la longueur qu'elle avait au repos. D'autre part, en mesurant chez différents animaux (Brochet, Grenouille, Lézard, Lapin) les principales dimensions du cœur, en diastole complète et en systole, et en construisant un graphique à l'échelle, on peut mesurer assez exactement le raccourcissement de certaines fibres dont le trajet est connu. Or, en faisant cette opération, on arrive précisément à cette conclusion que leur raccourcissement est bien moins considérable qu'il devrait l'être si ces fibres se contractaient en totalité. Il suit de là qu'on est amené forcément à faire l'une des deux suppositions suivantes : ou bien, lors d'une systole cardiaque, les fibres se contractent dans toute leur longueur, mais d'une façon très incomplète ; ou bien une partie seulement de leurs segments se contractent complètement pendant que les autres restent au repos.

J'ai essayé de vérifier laquelle de ces deux suppositions est la vraie en fixant, aussi rapidement que possible, au moment où il est tétanisé par un fort courant induit, une portion de cœur de Lapin et en examinant ensuite des coupes pratiquées dans la pièce ainsi préparée (1).

(1) Voici avec quelques détails l'expérience que j'ai faite : Après avoir préparé un Lapin comme il a été expliqué dans la note de la page 313, à part la mise à nu du pneumogastrique ; on applique dans la région du sillon auriculo-ventriculaire les deux électrodes d'une forte bobine de Rumkorff à nombreuses interruptions, actionnée par deux piles au bichromate. Le cœur entre facilement en tétanos (contraction plus complète que la systole ordinaire), on injecte à ce moment un liquide fixateur énergique (solution presque saturée de sublimé dans l'alcool absolu, additionnée de 5 p. 100 d'acide acétique glacial). On voit la région injectée se gonfler un peu et blanchir très rapidement, tandis que le Lapin meurt après avoir éprouvé deux ou trois fortes secousses ; c'est alors que le cœur entre brusquement en diastole complète, sauf la région injectée qui paraît rester absolument immobile et forme comme une sorte de corde dont l'arc est représenté par le ventricule droit très dilaté.

Contrairement à mon attente, j'ai constaté que les fibrilles de la région injectée avaient été fixées en diastole cependant un peu moins complète que celles des régions non injectées (distance entre deux disques minces successifs un peu plus faible que 2 μ, strie de Hensen très peu visible). Ainsi, au moment de leur mort rapide, des fibrilles contractées reviennent au repos.

En résumé et comme conclusion, nous croyons que les bandes transversales scalariformes striées sont des *pièces de perfectionnement* (1) des fibres cardiaques dont la présence est liée à leur *disposition rétiforme* et surtout à leur mode de contraction qui est à la fois *rythmique* et *rapide*.

CHAPITRE V

STRUCTURE DES FIBRILLES

Les fibrilles striées du cœur de tous les Vertébrés ont une structure identique, seules les dimensions relatives de leurs parties constitutives peuvent varier légèrement. Nous allons d'abord décrire cette structure, puis nous indiquerons ensuite les dimensions des diverses parties des éléments de ces fibrilles dans les différentes classes de Vertébrés.

Fixées en extension et à l'état de repos, puis colorées à l'hématoxyline ferrique avec une faible différenciation, ces fibrilles se montrent formées de disques noirs et de disques clairs à peu près d'égale hauteur et alternant avec régularité ; chaque disque clair étant traversé en son milieu par un disque très mince également coloré en noir appelé *disque d'Amici*.

Si la différenciation est un peu plus forte, la partie moyenne du disque épais noir se montre moins fortement

(1) Les disques minces, dont quelques-uns se transforment en bandes transversales scalariformes striées, sont également des pièces de perfectionnement de la fibre musculaire striée. Ils n'existent pas dans les muscles, pourtant très nettement striés des Salpes, ou du moins on n'a pas encore pu les mettre en évidence.

colorée que les parties extrêmes ; c'est la *strie* ou *disque intermédiaire de Hensen*. Dans ces conditions, on peut remarquer aussi que les disques minces d'Amici se décolorent un peu. Je n'ai pas observé, quel qu'ait été le degré d'extension donné aux fibrilles lors de leur fixation, les deux stries claires décrites par Ranvier et divisant le disque épais en trois disques secondaires, deux extrêmes assez épais et un médian plus mince.

Enfin, si la différenciation est poussée très loin, les disques intermédiaires de Hensen s'étendent et se décolorent presque complètement ainsi que les disques minces d'Amici. De la sorte, *chaque disque obscur est réduit alors à deux petites boules noires placées à ses extrémités et séparées par un disque presque incolore en forme de lentille biconcave.* Si maintenant l'on traite une telle préparation par une solution aqueuse faible de fuchsine acide, de rouge de Bordeaux ou surtout d'éosine, on voit les disques minces d'Amici et les disques biconcaves de Hensen, préalablement décolorés, se recolorer en rouge vif, tandis que les bandes claires prennent une teinte rouge très pâle (Voy. les différentes figures des planches et spécialement les figures de la planche XVII).

Ces faits nous montrent, ainsi que l'ont établi beaucoup d'histologistes (1), que les disques épais et les disques minces ne sont certainement pas de même nature. D'ailleurs, cette structure particulière des disques épais telle que je viens de l'indiquer est corroborée par le mode de développement des fibrilles que j'ai étudié, soit dans les fibres de Purkinje, soit surtout dans les fibres cardiaques d'embryons de Mouton. Elle permet aussi de comprendre les

(1) C'est Renaut qui a montré le premier que les disques épais et les disques minces diffèrent par leurs propriétés histo-chimiques. Sous l'action successive du picro-carminate d'ammoniaque et de la glycérine additionnée d'acide acétique, les disques minces sont colorés en rouge, tandis que les disques épais se décolorent et se dissolvent (J. Renaut, Note sur les disques accessoires et les disques minces dans les muscles striés. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 19 nov. 1877).

modifications successives qu'éprouve la striation des fibres lors de leur contraction et qui aboutissent en dernier lieu, ainsi que je l'ai observé, non pas exactement à l'inversion de la striation comme le voulait MERKEL, mais à la disparition apparente complète des disques épais, lesquels semblent venir, en se divisant au niveau des disques de Hensen, s'étaler par moitiés contre les disques minces qui ont été étirés dans le sens transversal (1).

Ainsi donc, en résumé, dans une fibrille striée du cœur d'un Vertébré, on trouve une série de bandes se succédant dans l'ordre suivant, en prenant pour point de départ un disque mince :

		Nomenclature française.		Nomenclature allemande.	
Disque mince d'Amici		D*m*		(Z)	
Bande claire		B*c*		(J)	
Disque épais anisotrope.	Disque épais terminal sphéroïdal	D*et*	De	(Q*d*)	(Q)
	Disque biconcave de Hensen.	H		(Q*h*)	
	Disque épais terminal sphéroïdal	D*et*		(Q*d*)	
Bande claire		B*c*		(J)	
Disque mince d'Amici		D*m*		(Z)	

Puis reparaissent en ordre inverse les mêmes éléments et ainsi de suite suivant toute la longueur de la fibrille (Voy. Pl. XVIII, fig. 1).

On appelle *élément musculaire* d'une fibrille, la portion comprise entre les milieux de deux disques minces consécutifs. En France et en Allemagne, pour abréger les descriptions, on est convenu de représenter toutes ces pièces constitutives d'une fibrille striée par les premières lettres de leurs noms respectifs dans chacune des deux langues.

(1) C'est là une simple apparence, car en réalité, et ainsi que je le dis plus loin, les substances isotrope des bandes claires et anisotrope des disques épais ne changent pas de place respective lors de la contraction; mais, ces derniers, qui seuls sont contractiles, chassent une substance semi-liquide, isotrope et chromatophile qui les imprègne, vers les disques minces contre lesquels elle vient s'étaler en une couche continue dans un faisceau de fibrilles. Ce phénomène explique pourquoi, dans une fibre contractée incomplètement, il y a inversion de la striation au point de vue de l'action des matières colorantes.

Les disques minces d'Amici situés au même niveau paraissent le plus souvent soudés en une ligne transversale qui traverse sans interruption tout un faisceau de fibrilles qu'ils unissent ainsi dans le sens transversal. Cependant, en général, par ces méthodes de coloration, les disques minces unissant les fibrilles d'un faisceau (colonnette musculaire) paraissent moins foncés dans les intervalles de ces fibrilles et interrompus dans les intervalles de ces faisceaux. Au contraire, ainsi que M. Heidenhain l'a montré le premier [19], par la coloration à l'hématoxyline au vanadium, on voit les disques minces, colorés en bleu foncé, s'étendre transversalement dans toute la largeur de la fibre et s'insérer au sarcolemme ou tout au moins aux lèvres des fentes qui peuvent y exister et qui sont tapissées par un sarcolemme intermédiaire, ces sarcolemmes étant colorés également en bleu foncé (Voy. Pl. XVI, fig. 19, et Pl. XVII, fig. 10).

Nous conclurons de ces faits que *les séries transversales de disques minces situés au même niveau sont unis entre eux, soit dans toute la largeur de la fibre, soit dans les portions comprises entre sa surface et une fente longitudinale, par de minces membranes dérivées du sarcoplasma, lesquelles présentent, vis-à-vis de certaines matières colorantes comme le sarcolemme qui en dérive également, les mêmes réactions que ces disques minces.*

Faisons remarquer cependant que disques minces, membranes intermédiaires et sarcolemme ne sont pas pour cela des formations identiques, puisque d'autres méthodes de coloration ne donnent pas exactement les mêmes résultats.

Cette fonction d'unir latéralement les fibrilles en faisceaux avait été attribuée depuis longtemps aux disques minces par Amici, puis par Ranvier, qui admettait que ce sont des pièces de charpente élastiques destinées surtout à relier les fibrilles élémentaires dans le sens transversal, dans toute l'épaisseur d'une fibre. Faisons cependant remarquer à ce propos que, si les disques minces relient entre elles les fibrilles dans le sens transversal, ils unissent aussi entre

eux, et même avec plus de solidité, les segments successifs d'une même fibrille. Lorsque, en effet, un faisceau est dilacéré, par des moyens mécaniques, en fibrilles qui se séparent les unes des autres, chacune d'elles entraîne avec elle ses disques minces qui se présentent sous la forme de points ou de courts traits situés au milieu de l'intervalle de deux disques épais.

La coloration à la cœruléine (S) donne les mêmes résultats quoique un peu moins nettement à mon avis, si j'en juge par les préparations que j'ai obtenues et même par une préparation cependant excellente qui m'a été adressée par M. Heidenhain.

Les solutions de rouge de thiazine, employées pour la première fois par M. Heidenhain, produisent des inversions de colorations, c'est-à-dire que contrairement à l'hématoxyline ferrique et à la cœruléine (S), elles se fixent seulement sur les bandes claires [(B*c*) ou (J)] et les disques ou stries de Hensen [(H) ou (Q*h*)]. Notons que ces derniers ne s'étendent pas entre les fibrilles, d'ailleurs mal limitées latéralement, et paraissent plus larges que les disques minces ou membranes fondamentales [(D*m*) ou (Z)] compris entre les bandes claires qui se présentent sous la forme de deux demi-cercles vivement colorés, accolés contre eux par leur diamètre.

Cela s'oppose à ce que l'on puisse considérer ces minces bandes comprises dans le milieu des disques épais et légèrement colorées, comme des *membranes moyennes* (M) analogues aux disques minces ou membranes fondamentales.

Enfin, à l'aide de l'hématoxyline au vanadium, employée également pour le première fois par le même auteur, on voit que les disques minces paraissant unis dans toute la largeur de la fibre, sont colorés en bleu très foncé. Leurs extrémités servent d'insertion aux arceaux formés soit par le sarcolemme enveloppant les fibres, soit par celui qui tapisse les fentes existant dans leur intérieur. Ces sar-

colemmes, ainsi que le tissu conjonctif interfasciculaire sont également colorés en bleu foncé. Les fibrilles, très peu distinctes les unes des autres, ont une teinte brun rouge, et dans les régions correspondant aux stries ou disques de Hensen [(H) ou (Q*h*)], elles sont un peu plus foncées. M. Heidenhain considère ces régions plus foncées comme de minces bandes qu'il appelle, à cause de leur position : *membranes moyennes* (M), analogues aux disques minces d'Amici ou membranes fondamentales [(D*m*) ou (Z)], c'est-à-dire qui unissent transversalement les fibrilles, mais sont plus ténues. En réalité, en examinant avec le plus grand soin mes préparations, et même celles que cet auteur m'a adressées, je n'ai pu constater l'union transversale de ces bandes, d'ailleurs plus épaisses que les disques minces, tandis qu'elle paraît exister véritablement entre ces derniers. Je les considère simplement, étant donné leur position, leur forme et leur dimension, comme les stries ou disques de Hensen qui, contrairement à ce qui arrive avec la plupart des matières colorantes, ont été plus colorés que les extrémités des disques épais [(D*et*) ou (Q*d*)]. (Voy. Pl. XVI, fig. 19, et Pl. XVII, fig. 10.)

En colorant des coupes de fragments du cœur de Cheval fixés dans le liquide de Zenker, par l'hématoxyline au chlorure de vanadium de Wolters (*Zeit. f. wis. Mik.*, VII, 4, 1891, p. 471, et *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique*, p. 417, 3e édition, par B. Lee et F. Henneguy), j'ai obtenu, mais dans certaines fibres seulement, une inversion très nette de la coloration des disques épais. En effet, tandis que les extrémités de ces derniers [(D*et*) ou (Q*d*)] ont été très faiblement colorées en bleu violacé, leurs parties moyennes au contraire ou stries de Hensen [(H) ou (Q*h*)] ont pris la même teinte mais beaucoup plus foncée.

Les disques minces [(D*m*) ou (Z)] sont à peine plus colorés que les extrémités de ces disques épais et les bandes claires [(B*c*) ou (J)] à peu près incolores.

Les stries de Hensen, ainsi fortement colorées, sont au moins deux fois plus épaisses que les disques minces, et contrairement à ces derniers, elles ne s'étendent pas dans l'intervalle des fibrilles (Voy. Pl. XVIII, fig. 2, *b*).

En somme, l'*existence d'une membrane moyenne* (M), *située au milieu de la strie claire ou disque de Hensen et analogue à un disque mince, quoique plus ténue, ne me paraît nullement démontrée.*

La structure des fibrilles, telle qu'elle vient d'être décrite, s'applique aux fibres cardiaques fixées à l'état de relâchement ou de repos. Lors de la contraction, la structure des fibrilles est profondément modifiée, et cela d'une façon variable suivant son degré. Les différents auteurs sont loin de s'entendre sur la nature de ces modifications. Sans entrer dans la discussion des nombreuses théories qui ont été proposées, je dois cependant rappeler brièvement les résultats que j'ai obtenus et qui ont déjà été publiés [32], lesquels confirment en grande partie les conclusions de Merkel, Engelmann, Fredericq et Tourneux.

Les disques épais, qui constituent la partie active des fibrilles, sont formés, d'après Merkel (1) d'une substance contractile anisotrope (substance disdiaklastique), et d'une substance fluide isotrope, ayant de l'affinité pour les matières colorantes (substance chromatique).

Pendant la contraction des disques épais, la substance chromatique semi-liquide qui les imprègne est chassée, progressivement et par moitié, vers les disques minces voisins, contre lesquels elle s'étale en une couche régulière. Dans chaque colonnette musculaire ou faisceau de fibrilles, cette couche paraît continue.

De la sorte, les disques minces, alors flanqués sur chacune de leurs faces, de la substance chromatique qui imprégnait les moitiés voisines des disques épais situés de part et

(1) Ueber die Contraction der gestreiften Muskelfaser (*Arch. f. mik. Anat.*, 1881).

d'autre, paraissent très épaissis et sont plus rapprochés les uns des autres.

Quand le déplacement de la subtance chromatique des disques épais n'est pas tout à fait complet, il persiste, dans le milieu de chaque intervalle compris entre deux disques minces successifs épaissis, une légère bande grise estompée sur les bords. C'est là l'image bien connue dite de l'*inversion musculaire* des auteurs précités et qui est considérée par eux comme représentant le stade de contraction complète, la bande grise étant soit *une membrane moyenne* située dans le milieu de la strie ou disque de Hensen, soit même cette strie de Hensen ayant une certaine affinité pour les matières colorantes (1). Si, au contraire, le déplacement a été total, c'est-à-dire si la contraction de la substance fondamentale des disques épais a été absolument complète, on a une image plus simple ne montrant qu'une série de bandes noires transversales bien régulières et régulièrement espacées. Ce stade, non encore signalé par les auteurs, à ma connaissance, ne peut se comprendre que si l'on n'admet pas l'existence d'une membrane moyenne (M) dans le milieu de la strie claire de Hensen (H) ou (Q*h*). (Voy. les figures de le planche XVII où ont été représentées des fibres aux différentes phases de la contraction.)

Comme l'a fait remarquer Tourneux (2), l'hypothèse de Merkel explique encore pourquoi, à la lumière polarisée, et ainsi que je m'en suis assuré comme on va le voir, l'aspect de la striation des fibrilles ne change pas en général, qu'elles soient à l'état de repos ou de contraction. En effet, malgré l'inversion apparente des éléments de ces dernières au point de vue de la coloration, les substances isotrope et anisotrope n'ont pas changé de place respective.

(1) Quelle que soit l'interprétation qu'on adopte, il est certain qu'étant donné la largeur de cette bande et le peu de netteté de ses bords, on ne peut la comparer à une série transversale de disques minces.

(2) Sur les modifications structurales que présentent les muscles jaunes du Dytique pendant la contraction (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, 1892, et *Bibliogr. anat.*, t. II, 1894).

Des coupes longitudinales de fibres cardiaques au repos, examinées à la lumière polarisée, présentent des bandes noires longitudinales et transversales qui se coupent en général à angle droit en formant un réseau bien régulier. Les mailles de ce réseau limitent de petits rectangles clairs dont la grande dimension est orientée suivant la longueur de la fibre et qui correspondent aux disques épais anisotropes. Les bandes noires longitudinales, de largeur variable, répondent aux espaces interfibrillaires, tandis que les bandes noires transversales, très régulières, en général plus larges que les précédentes, sont formées par les disques minces et les bandes claires contiguës. Différents auteurs (Brücke, Ranvier, Rollett) ont observé, dans les muscles des pattes des Insectes fixés en extension, que les bandes transversales obscures sont ordinairement traversées, dans leur milieu, par une mince bande lumineuse, beaucoup moins brillante que le disque épais, et qui répond au disque mince. Même avec un très fort grossissement (obj. 1/18 imm., ocul. 2), je n'ai pu apercevoir cette fine bande claire dans les fibres musculaires cardiaques des Vertébrés. Cela montre que si les disques minces sont anisotropes, quoique à un degré moindre que les disques épais, dans les muscles des pattes des Insectes, ils ne le sont pas du tout ou très faiblement, dans le muscle cardiaque des Vertébrés (1). Les bandes transversales scalariformes striées se présentent sous l'aspect de très larges bandes noires répondant aussi aux bandes claires qui les bordent Ces formations, dérivant d'ailleurs de disques minces comme on le verra plus tard, sont donc isotropes ainsi que l'a reconnu le premier von Ebner [13 *bis*].

Si l'on examine des fibres cardiaques fixées en contraction, l'aspect général est le même, cependant les bandes noires transversales sont plus rapprochées, plus étroites et

(1) Ranvier reconnaît d'ailleurs (*Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire*, p. 124, note 1) que, dans certaines conditions, le disque mince paraît à peu près monoréfringent.

un peu moins nettes (leurs bords sont légèrement estompés), si bien que les bandes noires longitudinales étant également un peu amincies en général, la fibre paraît surtout formée de bandes claires longitudinales, séparées par de fines stries foncées (Voy. Pl. XVIII, fig. 3, qui représente un fragment de fibre cardiaque de Cheval dont une partie a été fixée au repos et l'autre en contraction, ces deux parties étant séparées par une bande transversale scalariforme striée).

Chez tous les Vertébrés que j'ai examinés, les *éléments musculaires* des fibrilles cardiaques fixées au repos complet ont une hauteur à peu près constante et égale à 2 μ (1). Leurs

(1) M. Heidenhain [19] leur attribue également une hauteur de 2 μ. Pour avoir sûrement un fragment de muscle cardiaque à l'état de diastole complète, j'ai opéré ainsi : après avoir mis à nu, chez un Lapin, le nerf pneumogastrique et pratiqué la respiration artificielle, on enlève complètement le plastron sterno-costal. On constate que dans ces conditions le cœur continue à battre régulièrement et on peut noter en particulier la faible diminution de volume qu'il éprouve en passant de l'état de diastole à l'état de systole. On introduit ensuite l'aiguille d'une seringue de Pravaz dans la paroi du ventricule gauche parallèlement au sillon interventriculaire antérieur et l'on voit que cette opération ne trouble en rien le rythme cardiaque. Si l'on excite le pneumogastrique à l'aide d'un courant d'induction, on provoque aussitôt un arrêt du cœur en diastole complète, c'est-à-dire avec une dilatation brusque et très notable. Si, alors, pendant qu'il est en diastole complète, on injecte, à l'aide de la seringue de Pravaz, un liquide fixateur énergique (solution presque saturée de sublimé dans l'alcool absolu, additionnée de 5 p. 100 d'acide acétique cristallisable), on constate que, au bout de quelques secondes, l'animal éprouve deux ou trois secousses assez fortes et meurt, tandis que le cœur est arrêté définitivement dans cette position (on observe seulement quelques contractions fibrillaires insignifiantes des oreillettes). La région où le liquide fixateur a été injecté est devenue blanche, dure et légèrement gonflée, tandis que les autres parties sont restées molles et flasques. On lie enfin les vaisseaux aboutissant au cœur, on l'enlève et on le fixe en entier, ainsi distendu par le sang, dans le sublimé acétique ordinaire, pendant vingt-quatre heures. Un opérateur habile peut se dispenser de pratiquer la respiration artificielle ; car, si la respiration cesse quand on a enlevé le plastron sterno-costal, le cœur continue à battre encore assez longtemps pour qu'on puisse le mettre en diastole complète par excitation du nerf pneumogastrique et en fixer un fragment à cet état. L'examen de coupes pratiquées dans les différentes régions d'un cœur ainsi fixé m'a donné les résultats suivants :

1° Dans la région du ventricule gauche fixée par injection interstitielle, les fibres présentent toutes et sans aucune exception, la striation régulière correspondant à l'état de repos (hauteur d'un élément musculaire = 2 μ). Cela montre que *l'injection du réactif a fixé les fibres musculaires dans*

différentes parties ont alors respectivement les longueurs suivantes :

Disque épais [(D*e*) ou (Q)].....	1μ,2
Deux bandes claires et disque mince compris entre elles [(B*c*) + (D*m*) + (B*c*)] ou [(J) + (Z) + (J)].....	0μ,8
Total.....	2 μ

Il me paraît bien difficile de mesurer exactement l'épaisseur du disque mince. M. Heidenhain lui donne 0μ,2 ; si cette dimension est exacte chez les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles, elle me paraît trop forte pour les Batraciens, et surtout les Poissons, chez lesquels, à l'aide des plus forts grossissements, le disque mince est souvent à peine visible, alors que chez les premiers on le voit sous l'aspect d'une ligne d'épaisseur appréciable.

l'état où elles se trouvaient au moment où il a agi, c'est-à-dire en diastole complète et *n'a provoqué sur elles aucune modification de structure.*

2° Dans les autres régions du ventricule gauche, presque toutes les fibres ont été également fixées au repos (hauteur de l'élément musculaire variant de 1μ,75 à 2 μ), cependant quelques-unes l'ont été en contraction plus ou moins complète (hauteur de l'élément musculaire variant de 0μ,80 à 1μ,75).

3° Dans le ventricule droit et les oreillettes, le même phénomène s'observe, mais le nombre des fibres fixées en contraction est plus considérable. D'après cela, on voit que les portions du cœur qui ont été soustraites à l'action du réactif injecté et qui par conséquent ont conservé une certaine vitalité, ont pu changer en partie d'état dans l'intervalle qui s'est écoulé entre l'injection et la fixation du cœur en totalité dans le sublimé acétique, après son ablation.

Dans ces régions du cœur qui n'ont pas été fixées instantanément en diastole complète, la plupart des fibres fixées au repos (hauteur de l'élément musculaire = 2 μ) présentaient une réaction colorante remarquable, rappelant, à part la couleur, l'aspect de celle que M. Heidenhain a obtenue chez un supplicié, à l'aide de l'hématoxyline au vanadium. Les fibrilles, à peine indiquées par une légère striation longitudinale peu nette, avaient leurs disques minces fortement colorés en noir et soudés en lignes transversales continues, tandis que leurs disques épais étaient à peine indiqués par une région plus foncée correspondant à la strie de Hensen. D'autre part, les bandes transversales scalariformes striées, de couleur brun foncé, étaient limitées sur leurs deux faces par des lignes noires très nettes, identiques aux disques minces (Voy. Pl. XVI, fig. 19, et Pl. XVII, fig. 10). J'ai eu l'occasion d'observer assez souvent encore cette particularité, après fixation de fragments encore chauds de cœurs d'Oiseaux et de Mammifères. Chez un animal empoisonné par le chloroforme, j'ai constaté que le cœur s'arrête en diastole complète, circonstance qui permet de le fixer facilement à cet état.

Si le fragment de muscle cardiaque n'a pas été fixé à l'état de repos complet, la hauteur de l'élément musculaire n'est que 1$^{\mu}$,75, et la réduction porte à peu près exclusivement sur les bandes claires. Lorsqu'au contraire il a été fixé en extension un peu plus forcée et au repos, cette hauteur peut avoir jusqu'à 2$^{\mu}$,40; mais, fait digne de remarque, l'allongement porte exclusivement sur les bandes claires qui atteignent alors, avec le disque mince qui les sépare, une hauteur égale à celle du disque épais, *l'épaisseur de ce dernier restant au contraire absolument constante* (1). Cette observation montre que les disques épais, à l'état de repos, ont atteint leur hauteur maxima et qu'ils ont une résistance à l'extension bien plus grande que celles des bandes claires que l'on considère, depuis Ranvier, comme des pièces élastiques (2). Ces éléments ont aussi une ténacité plus grande que les bandes claires, puisque, en cas de rupture des fibrilles, celle-ci se produit toujours au niveau de ces dernières.

Le diamètre des fibrilles est aussi à peu près constant, il oscille entre 0$^{\mu}$,40 et 0$^{\mu}$,50, en général 0$^{\mu}$,45. Chez certains Poissons (Torpille, Tanche), celles-ci paraissent cependant plus minces et n'ont guère que 0$^{\mu}$,30. Disons enfin, pour terminer, qu'en général chez les Poissons et les Batraciens, la strie ou disque de Hensen est moins marquée que

(1) Toutes ces mensurations ont été faites soit à l'oculaire micrométrique dont la valeur des divisions avait été déterminée très exactement à l'aide d'un micromètre objectif portant un millimètre divisé en 500 parties égales, soit à l'aide de dessins à la chambre claire mesurés avec l'image du micromètre-objectif, exécutée dans les mêmes conditions.

(2) Schiefferdecker [*Eine nue Methode der Muskeluntersuchung* (Sitzungsb. der Niederrheinishen Gesellschaft für Natur und Heilkunde zu Bonn, 14 juli 1903)] donne les nombres suivants comme dimensions des fibrilles de différents muscles volontaires : deltoïde humain (0$^{\mu}$,40, 0$^{\mu}$,44 et 0$^{\mu}$,55 exceptionnellement); sartorius du Chien, adducteur du Lapin (0$^{\mu}$,44). Chez les Insectes, les fibrilles ont des dimensions beaucoup plus considérables : muscles des pattes du Dytique (1$^{\mu}$,94), de l'Hydrophile (3$^{\mu}$,33). Si certaines fibrilles paraissent notablement plus grosses que les autres, cela tient à ce qu'elles sont formées en réalité par deux fibrilles accolées l'une à l'autre. En les examinant avec beaucoup d'attention, on peut distinguer celles-ci et les voir se séparer dans une région en général peu éloignée.

chez les autres Vertébrés et que le disque mince y est souvent à peine visible même aux plus forts grossissements.

CHAPITRE VI

DÉVELOPPEMENT DES FIBRES CARDIAQUES

I. — Généralités.

Dans un précédent travail [78], j'ai étudié le développement des fibres cardiaques chez les embryons de Mammifères. A cette époque, les résultats de mes recherches étaient presque identiques à ceux obtenus par Godlewski et publiés quelque temps auparavant. Je suis obligé de revenir sur ces recherches que je complète un peu, pour faire un exposé d'ensemble de cette importante question.

Chez l'embryon de Mouton de 9 millimètres (diamètre maximum du disque irrégulier qu'il forme), j'ai constaté que les parties compactes du myocarde sont constituées par un réseau protoplasmique très finement granuleux, limitant quelques espaces vides, lesquels sont très probablement artificiels et n'apparaissent que sous l'influence de la rétraction provoquée par le réactif fixateur. Dans son intérieur, se trouvent de gros noyaux vésiculeux à nombreuses granulations chromatiques irrégulières et des fibrilles absolument continues, isolées ou groupées en petits faisceaux à trajets onduleux, s'entre-croisant dans différents sens. Il est impossible de distinguer aucune limite cellulaire dans ce réseau protoplasmique qui est un véritable syncytium (1) (Voy. Pl. XIX, fig. 1).

Les travées musculaires, plus ou moins volumineuses, sont constituées comme les parties compactes du myocarde, avec cette différence cependant que les fibrilles isolées ou groupées en petits faisceaux ont toutes, avec un trajet

(1) M. Heidenhain [18] a observé, ainsi que je l'ai dit plus haut dans l'historique (p. 224), une structure identique dans le cœur d'un embryon de Canard ayant trois jours d'incubation.

légèrement onduleux, une direction générale parallèle à l'axe de la travée et qu'elles sont un peu plus serrées les unes contre les autres que dans la paroi compacte. De plus, les espaces vides sont plus rares (Voy. Pl. XIX, fig. 9).

L'endocarde, représenté ici par une assise unique de cellules endothéliales munies de noyaux arrondis et volumineux, faisant une assez forte saillie vers la cavité ventriculaire, est presque constamment situé à une certaine distance des travées ou de la paroi compacte du myocarde qu'il recouvre. Weber (1) a observé que, chez le très jeune embryon de Canard dont le cœur bat, le tube cardiaque interne est appliqué étroitement contre le tube cardiaque externe, ce qui n'a plus lieu après la fixation. Il en donne l'explication suivante : « Le sang de l'embryon est, à l'inverse des fixateurs, un liquide peu riche en sels. Une tension osmotique très considérable fera passer la majeure partie du plasma sanguin dans le fixateur, le tube cardiaque interne, très mince et sans adhérence avec le tube cardiaque externe s'affaissera et s'amincira » (se séparant ainsi de ce dernier).

A la surface de certaines travées musculaires et surtout de la cloison interventriculaire, directement sous l'endocarde, existent des groupes plus ou moins nombreux de cellules à protoplasmas fusionnés en un réseau à mailles irrégulières. Ces cellules groupées renferment des noyaux sphéroïdaux volumineux, riches en granulations chromatiques et de très fins et très courts filaments où l'on distingue à peine quelques petites granulations noires (fibrilles embryonnaires).

Suivant moi, elles ne peuvent que représenter des myoblastes largement anastomosés, restés à l'état presque primitif, et où commencent à se différencier de rares fibrilles. C'est à leurs dépens que se constitueront les futures cellules de Purkinje et peut-être aussi quelques fibres cardiaques.

(1) Recherches sur les premières phases du développement du cœur chez le Canard (*Bibliogr. anat.*, t. XI, 1903).

Dans toutes les autres régions du myocarde, on observe déjà, en effet, autour des noyaux, de longues fibrilles à trajet presque rectiligne, et il n'est guère possible que l'écorce des cellules de Purkinje, étant donné sa constitution, puisse se développer à leur dépens. D'ailleurs, on retrouve ces mêmes cellules, à un stade plus avancé de leur développement, chez les embryons plus âgés.

Je n'ai pas observé de myoblastes contenant des fibrilles striées déjà différenciés et munis de fins prolongements anastomosés tels que Godlewski [73] en a figuré chez l'embryon de Lapin de 9 millimètres. J'ai trouvé, au contraire, dans le bulbe aortique, des éléments analogues, mais je n'ai jamais observé de fibrilles dans leur intérieur. A mon avis, ce sont des cellules conjonctives, qui, proliférant de là, s'insinuent peu à peu, en même temps que les capillaires sanguins, dans l'intérieur des travées et de la paroi compacte, séparant ainsi les fibres les unes des autres, de distance en distance et leur donnant l'aspect rétiforme. Je n'ai pas observé non plus, de même que Godlewski, des myoblastes munis d'un réseau sarcoplasmique plus ou moins régulier, tels qu'en a décrit Mac Callum chez les embryons de Porc de 10 et 20 millimètres de long.

Dans les portions compactes du myocarde, comme dans les travées musculaires, quoique plus rarement, on observe des noyaux en voie de multiplication par mitose, mais jamais par division directe. Je fais remarquer ici que d'ailleurs, jusqu'à l'époque de la naissance, je n'ai jamais observé de multiplication des noyaux par division directe. Cette division par mitose, d'après les différentes phases que j'ai pu observer, m'a paru un peu simplifiée. En effet, les granulations chromatiques volumineuses et fortement colorées en noir se placent à la suite les unes des autres, formant ainsi une sorte de chapelet festonné à gros grains. Celui-ci se divise alors en tronçons assez volumineux ayant grossièrement la forme d'anses et qui se séparent ensuite les uns des autres d'une façon un peu irrégulière, pour

aller se réunir en deux groupes voisins. Je n'ai pu observer ni division longitudinale des anses, *ni filaments achromatiques*, *ni plaque équatoriale* (Voy. Pl. XIX, fig. 1 et 9).

Chez les très jeunes embryons d'Orvet (*Anguis fragilis*) de 3 millimètres de long, j'ai constaté que le cœur, battant déjà très nettement au moment de la fixation, comprend un tube irrégulier, mais non encore muni à son intérieur de saillies anastomosées, les futures travées de la zone spongieuse. Son myocarde est formé par une masse protoplasmique très finement granuleuse et peu abondante relativement à la masse des nombreux noyaux sphériques assez volumineux qu'elle renferme. Aucune limite cellulaire n'est visible, de sorte que le myocarde, formé de myoblastes à protoplasma intimement fusionné, est un véritable *syncytium* ou mieux un *plasmodium*, car il est très probable que les myoblastes ont eu, dès le début, leur protoplasma complètement fusionné. On ne distingue encore aucune fibrille dans ce myocarde qui pourtant se contractait nettement d'une façon rythmique, au moment de la fixation (1). L'endocarde, réduit à une assise de cellules endothéliales à noyaux volumineux, est le plus souvent détaché du myocarde (Voy. Pl. XVIII, fig. 8).

Chez le jeune têtard de Grenouille, sorti de l'œuf depuis une dizaine de jours, ayant une queue bien formée et se déplaçant déjà dans l'eau avec agilité (longueur totale : 11 millimètres), le tube cardiaque est constitué d'une façon analogue et l'on ne distingue également aucune fibrille striée dans le myocarde. De plus, dans toutes les cellules de cet embryon, ainsi que dans ses globules sanguins, il existe encore un grand nombre de grosses granulations vitellines arrondies ou ellipsoïdales, colorées en bleu violacé par l'hématoxyline ferrique.

(1) Le même fait a été constaté par Chiarugi [7] chez l'embryon de Poulet dont le cœur est animé de battements rythmiques dès le deuxième jour de l'incubation (von Baer, Remak, Preyer, Chiarugi, His jun.), tandis que les premiers linéaments de la striation n'y apparaissent que dans la première moitié du troisième jour.

Ainsi, il est établi que *le myocarde des embryons de Vertébrés se contracte déjà rythmiquement, avant que des fibrilles striées n'apparaissent dans les protoplasmas* complètement fusionnés de ses myoblastes.

Chez l'embryon d'Orvet de 3 millimètres et demi de longueur, le myocarde a la même constitution, mais on y aperçoit déjà quelques fibrilles striées embryonnaires, formées d'une file de fines granulations noires, qui s'étendent sur plusieurs territoires cellulaires (Voy. Pl. XVIII, fig. 9).

Chez l'embryon de Truite, avant sa sortie de l'œuf (longueur : 9 millimètres), et chez l'embryon de Poulet de soixante et onze heures d'incubation, le myocarde, constitué d'une façon analogue, renferme des fibrilles striées absolument continues sur plusieurs territoires cellulaires. La plupart de ces fibrilles ont acquis leur constitution définitive, mais quelques-unes sont encore dépourvues de disques minces (Voy. Pl. XVIII, fig. 10 et 11).

Chez les mêmes espèces plus âgées (jeune Truite de 20 millimètres de long, dont la vésicule ombilicale est presque complètement résorbée; têtard de Grenouille de 22 millimètres de longueur totale; Orvet de 25 millimètres de longueur totale), j'ai constaté que le ventricule, nettement distinct du reste du cœur, est cloisonné en tous sens par des travées musculaires anastomosées en réseaux, comme chez les adultes et aussi chez les jeunes embryons de Mammifères et d'Oiseaux. La paroi compacte du ventricule, aussi bien que les travées, renferment des faisceaux de fibrilles à brins sensiblement parallèles, s'étendant sans interruption sur de grandes longueurs.

A l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, j'ai constaté que le cœur de jeunes Truites de 30 millimètres de long se dissociait en fragments comparables à ceux que l'on isole dans le cœur du même animal arrivé à l'état adulte. Ces fragments différaient de ceux de l'adulte par leurs dimensions un peu plus faibles, surtout dans le sens de la longueur. En outre, j'ai observé plus rarement des extrémités

régulièrement effilées; presque toutes avaient de légères encoches. J'attribue la longueur moindre de ces fragments à la plus faible résistance du réseau des fibres dans lequel les fibrilles striées, qui lui donnent sa solidité, sont moins nombreuses que chez l'adulte.

J'ai obtenu les mêmes résultats avec le cœur des Têtards de Grenouille, comparé à celui des Grenouilles adultes.

Donc, de très bonne heure, les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs sont continues et anastomosées entre elles. Elles ne diffèrent de celles des adultes que par une moindre quantité de fibrilles relativement au sarcoplasma et par la rareté plus grande d'extrémités régulièrement effilées dans les réseaux qu'elles forment.

En somme, mes conclusions ne diffèrent de celles Godlewski qu'en ce que, comme M. Heidenhain, *je crois que les myoblastes se fusionnent de très bonne heure et sont unis d'emblée par de larges anastomoses*, si même ils ne forment pas un véritable *plasmodium* dès le début (1). Pour Godlewski, au contraire, les myoblastes ramifiés sont d'abord indépendants et ce n'est que plus tard, alors qu'ils renferment déjà quelques fibrilles striées, qu'ils se fusionnent de plus en plus complètement par leurs fins prolongements pour constituer un *syncytium* (2).

(1) Il faut se représenter en effet qu'à l'état vivant, les protoplasmas des myoblastes sont partout, sinon en continuité complète, du moins en contact par toute leur surface et qu'il n'existe aucun espace vide entre eux. Lors de la fixation, le protoplasma de chacun d'eux se rétracte, des vides apparaissent et ces protoplasmas restent unis par des filaments d'épaisseur variable et plus ou moins allongés, suivant l'importance de la rétraction. Telle est très probablement l'origine des ponts protoplasmiques que les auteurs décrivent entre les cellules de différentes catégories.

D'ailleurs, si tous les auteurs n'admettent pas une fusion complète des protoplasmas des cellules dans les feuillets de l'embryon, c'est-à-dire ne les assimilent pas à de véritables couches syncytiales, du moins personne ne nie la multiplicité des ponts intercellulaires aux stades jeunes.

(2) Dans une lettre particulière, M. le professeur Godlewski m'écrit qu'au fond ces divergences d'opinion sont de peu d'importance à côté de ce fait capital : Il paraît désormais acquis à la science que *le muscle cardiaque est un syncytium*. Il ajoute d'ailleurs à propos du point sur lequel nous différons : « Toutefois la possibilité de certaines variations me paraît

J'ai suivi pour ainsi dire pas à pas le développement des fibres cardiaques chez le Mouton (Voy. Pl. XIX). En examinant les différentes figures de cette planche, on voit que les fibres, d'abord mal limitées, deviennent rapidement bien visibles, mais restent longtemps intimement fusionnées par leur écorce de fibrilles dont l'épaisseur augmente de plus en plus (fig. 1, 2, 3, 4 et 5).

Chez le fœtus de 450 millimètres, les écorces communes de fibrilles se sont déjà délaminées et forment une enveloppe spéciale à chacune d'elles comprenant une ou deux assises de fibrilles.

Chez le fœtus de 550 millimètres, c'est-à-dire presque à terme (fig. 7 et 8), la structure des fibres cardiaques s'est encore rapprochée de l'état définitif. Ces fibres, déjà unies par des anastomoses latérales à direction oblique comme chez l'adulte, ont une écorce formée d'une, deux ou parfois même trois assises de fibrilles mais ne sont pas encore munies d'un sarcolemme-enveloppe. Le tissu conjonctif fasciculant ainsi que les capillaires sont bien moins développés encore que chez l'adulte. Fait intéressant à signaler : les fibres cardiaques, chez le fœtus de Mouton à terme, ont une surface de section égale environ au quart de celles de l'adulte et en outre les intervalles qui les séparent sont plus réduits. Arrivées à l'état adulte, ces fibres ayant quadruplé leur surface de section et s'étant encore éloignées les unes des autres, leur ensemble occupe environ une surface quatre fois plus considérable.

Il en résulte que les surfaces de section des parois ventriculaires du fœtus à terme et de l'adulte, pratiquées à des niveaux correspondants, doivent être dans le rapport de 1 à 4, ce qui est à peu près confirmé par l'observation.

Les fibres cardiaques du fœtus de Mouton à terme s'accroissent non seulement en diamètre, mais encore en

tout à fait probable. Il est possible que, chez certains animaux, il existe à l'origine une espèce de *plasmodium* ; chez d'autres, on peut observer des myoblastes séparés qui se fusionnent plus tard en *syncytium*.

longueur et à peu près dans la même proportion, puisque les différentes dimensions du cœur gardent sensiblement, après l'accroissement définitif, les mêmes proportions les unes par rapport aux autres.

Donc, au moment de la naissance, le nombre des fibres cardiaques est à peu près atteint; elles ne font guère que grossir en même temps que leur écorce de fibrilles striées s'épaissit progressivement aux dépens de la colonne de protoplasma primitif qui finit par disparaître presque entièrement, sauf autour des noyaux où elle conserve encore quelque importance.

Voici un tableau qui permet de suivre les modifications des fibres cardiaques pendant leur développement.

LONGUEUR de l'embryon de Mouton en millimètres.	DIMENSIONS DES FIBRES.		DIMENSIONS DES NOYAUX EN MICRONS (μ).		DISTANCE moyenne (en microns) entre deux noyaux consécutifs.
	Diamètre moyen en microns (μ).	Surface de section moy. en microns carrés (μ^2).	Diamètre.	Longueur.	
9	Fibres irrégulières, dimensions difficiles à apprécier.		6,5	10	28
20	12	90	6,5	10	32
80	8	45	6	9	25
250	7	40	5,5	8,5	31
300	5	20	5	8	32
450	6	26	4,5	10	37
550 (naissance).	6,5	30	4,5	11	31
Mouton adulte	15	120	4	15,3	100

Quelques questions importantes, qui ont déjà été posées par divers histologistes (von Ebner, Mac Callum) restent encore à examiner.

1° *Comment se fait l'accroissement en épaisseur du myocarde?* — La comparaison des figures 1 à 8 de la planche XIX et l'examen du tableau précédent établissent le fait capital suivant : la surface de section des fibres, ainsi que le nombre et le volume des noyaux diminuent notablement pendant le cours du développement de l'embryon, de sorte que l'augmentation en épaisseur du myocarde ne peut s'effec-

tuer que par les divisions répétées des fibres préexistantes, précédées d'un accroissement en épaisseur.

La division des fibres doit s'effectuer par suite de la multiplication des fibrilles en différents points des lames fibrillaires, ce qui entraîne la production de nouvelles lames cloisonnant les colonnes prismatiques de sarcoplasma. On observe en effet assez souvent, chez les jeunes embryons, des fibres incomplètement cloisonnées par des lames de sarcoplasma ne renfermant qu'un très petit nombre de fibrilles.

Cette multiplication des fibres par divisions répétées doit se produire principalement dans la région compacte du myocarde, puisque celle-ci augmente de plus en plus d'épaisseur pendant que le système des travées se réduit progressivement. En outre, les fibres ont dans cette dernière région des écorces mitoyennes de fibrilles plus épaisses que dans la première, à part cependant quelques groupes de cellules situées sous l'endocarde et restées à l'état embryonnaire, aux dépens desquelles se développeront des cellules de Purkinje.

2° *Comment se fait l'accroissement en longueur des fibres cardiaques?* — En consultant le tableau de la page 323, on voit que les noyaux des fibres cardiaques, pendant tout le cours du développement de l'embryon, conservent entre eux une distance sensiblement constante, bien qu'ils se multiplient par karyokinèse. A moins d'admettre le déplacement possible de ces noyaux dans la colonne sarcoplasmique des fibres, on est conduit forcément à supposer que l'accroissement de ces dernières s'effectue dans leurs divers segments pendant que les noyaux se multiplient, de telle sorte que les distances qui les séparent dans le sens longitudinal restent sensiblement constantes.

Après la naissance, il doit en être de même d'après M. Heidenhain, car, dit-il, « le cœur croît en conservant exactement sa forme qui est très compliquée, ce qui ne peut avoir lieu que si la croissance des fibres s'effectue dans toutes leurs parties ».

Chez les très jeunes embryons, où il existe encore des fibrilles dont les extrémités ont une structure embryonnaire, il est évident que ces fibrilles s'accroissent en longueur par leurs extrémités, jusqu'à ce que ces dernières aient atteint les anneaux fibreux ou le sommet des muscles papillaires. Mais, dès que cette condition est réalisée, et beaucoup plutôt pour les fibrilles qui s'étendent déjà en anses entre deux extrémités naturelles, l'accroissement en longueur ne peut que s'effectuer, soit par divisions des disques épais au niveau de leur partie moyenne, soit par l'apparition de nouveaux disques épais dans l'intérieur des bandes claires [(B*c*) ou (J)].

Laquelle de ces deux hypothèses est la vraie ? Je ne saurais le dire encore, car les images que j'ai observées chez un fœtus humain de six mois, mais seulement là, peuvent être interprétées aussi bien d'après la première hypothèse que d'après la seconde, ou bien même encore comme des contractions localisées à des séries transversales d'éléments musculaires de quelques fibrilles.

Quand les bandes transversales se sont différenciées aux dépens de certaines séries de disques minces situés au même niveau, nous avons vu que l'accroissement en longueur des fibres se faisait très vraisemblablement par l'apparition de nouveaux éléments musculaires au contact, mais non aux dépens de ces formations.

En résumé, d'après ce qui vient d'être dit, nous conclurons que cette question, très difficile à résoudre complètement, nécessite de nouvelles recherches.

3° *D'où provient le tissu conjonctif fasciculant du myocarde?* — Sans avoir fait des recherches spéciales sur ce point, j'ai cru cependant remarquer que ce tissu est plus abondant à la base des ventricules que vers la pointe. Dans ces conditions, il provient probablement de la prolifération des cellules conjonctives des anneaux des orifices auriculo-ventriculaires ainsi que de celles du bulbe artériel.

J'ai constaté d'autre part que l'apparition des capillaires

précède celle des cellules conjonctives (il en existe déjà chez l'embryon de Mouton de 20 millimètres), de telle sorte qu'étant donné les rapports étroits qu'ont ces dernières avec les capillaires, ceux-ci, qui se développent depuis la base du cœur, leur serviraient de guides pour envahir peu à peu le myocarde.

Les cellules conjonctives séparent d'abord les fibres par groupes assez volumineux à section transversale lenticulaire et constituent les premières fentes de Henle, déjà visibles chez l'embryon de Mouton de 170 millimètres. Ce n'est que plus tard qu'elles s'insinuent peu à peu entre les fibres des faisceaux limités par ces fentes. On en observe déjà quelques-unes entre les fibres chez l'embryon de Mouton de 300 millimètres.

II. — Comparaison entre les fibres de différents embryons de Mouton et celles des Vertébrés inférieurs.

Si l'on compare maintenant les fibres des embryons de Mouton aux différents stades de leur développement, avec les fibres des Vertébrés inférieurs, on est frappé de la très grande analogie qu'elles présentent. (Comparer les figures de la planche XIX avec celles des planches XII, XIII, XIV et XV.)

On voit par exemple que les fibres cardiaques de l'embryon de Mouton de 80 millimètres (Pl. XIX, fig. 3) ressemblent beaucoup, à part le volume des noyaux, à celles de la Tanche (Pl. XIV, fig. 8) ; que celles de l'embryon de 300 millimètres (Pl. XIX, fig. 5) ressemblent de la même façon à celles du Brochet (Pl. XIV, fig. 10) ; qu'enfin celles des embryons de 450 et 550 millimètres (Pl. XIX, fig. 6, 7 et 8) ressemblent beaucoup à celles du Crocodile (Pl. XV, fig. 6) et surtout à celles de certains Oiseaux (Pl. XV, fig. 11, 16 et 17).

En résumé, d'une part, au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série des Vertébrés, on voit les fibres cardiaques

s'individualiser progressivement tout en prenant une structure de plus en plus compliquée.

D'autre part, si l'on suit le développement de ces fibres chez les types supérieurs (Mammifères par exemple), on voit celles-ci, d'abord indistinctes, s'individualiser peu à peu et acquérir une structure de plus en plus compliquée en passant par différents stades correspondant chacun, et dans l'ordre de la classification, aux formes de fibres cardiaques adultes observées chez les autres Vertébrés des classes inférieures.

On peut donc conclure de ces observations que le développement des fibres cardiaques d'un Vertébré supérieur (Mammifère par exemple) passe par une série de phases représentées chacune chez les autres Vertébrés des classes inférieures. Autrement dit, les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs adultes ont une structure qui rappelle celle des différentes phases par lesquelles passent les fibres cardiaques des Vertébrés des classes supérieures pendant le cours de leur développement.

III. — Développement des fibrilles (1).

Les recherches de Godlewski [72-73] et les miennes [78] ont montré que les fibrilles striées n'apparaissent pas d'emblée avec leur constitution définitive, dans les protoplasmas plus ou moins fusionnés des myoblastes cardiaques. J'ai observé exactement les mêmes images que cet auteur,

(1) Je n'ai pas l'intention d'examiner les conceptions des différents auteurs (Kölliker, Wagener, Fredericq, Ranvier, H. Martin, van Beneden, Kupffer, Bardeen, Godlewski, Apathy et Heidenhain) sur le mode de production des fibrilles et par suite sur leur valeur morphologique, c'est-à-dire sur leur rapport avec le protoplasma des myoblastes. Cela m'entraînerait en effet un peu loin et d'autre part cette question vient d'être traitée d'une façon très complète par M. Prenant (Questions relatives aux cellules musculaires. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, vol. I; *Notes et revue*, nos 3, 4, 5, 6 et 7, 1903). Je me borne à exposer ici le résultat de mes observations personnelles sur le myocarde d'embryons de Vertébrés et à les rapprocher de celles de Godlewski, faites avec des objets d'étude analogues et à l'aide des mêmes méthodes techniques. J'ai d'ailleurs déjà signalé dans l'historique les résultats obtenus par les divers auteurs qui ont fait ces recherches sur le myocarde d'embryons de Vertébrés.

quoique avec un peu plus de détails, mais je les interprète d'une façon légèrement différente, ainsi qu'on le verra plus loin. Voici d'abord le résultat de mes observations :

En étudiant minutieusement la structure des fibrilles chez les très jeunes embryons de Mouton (1), j'ai constaté qu'elles ont des structures très différentes.

Les plus fines fibrilles sont formées par une sorte de filament très grêle, colorable en rouge par l'éosine ; d'autres, à peine plus grosses, renferment de très fines granulations disposées avec une grande régularité et colorées en rouge ou en noir, suivant que la différenciation de la laque ferrique a été poussée plus ou moins loin.

On en observe encore dont les granulations, toujours bien distinctes, paraissent groupées par deux. Chaque groupe, selon toute apparence, résulterait de la division d'une granulation primitive unique. Il en est aussi qui sont formées uniquement d'une série de courts bâtonnets ou disques épais, entre lesquels on ne voit pas encore de disques minces et qui, en leur milieu, présentent un petit espace moins foncé. Chaque bâtonnet ou disque épais proviendrait d'une granulation mère divisée, mais dont les filles, après accroissement, seraient arrivées presque en contact. Enfin, les plus nombreuses sont des fibrilles striées ordinaires, plus ou moins grosses, formées de disques épais et de disques minces alternant régulièrement.

Suivant moi, *ces différentes formes de fibrilles représentent les phases successives que parcourt une fibrille avant d'être complètement développée*. De sorte que, dès le début de son développement, toute fibrille est constituée par un filament d'une substance homogène dans laquelle on voit de très petites granulations régulières et régulièrement espacées. Ces fines granulations sont-elles le résultat des divisions transversales successives d'une granulation mère unique, ou bien se sont-elles formées indépendamment les unes des

(1) Chez les embryons d'autres Vertébrés, ces particularités sont moins apparentes.

autres, puis disposées en files? Je l'ignore, mais la première hypothèse me semble la plus admissible, étant donné que les tissus des animaux et des végétaux se développent par les divisions répétées d'un élément primordial et qu'il en est de même pour certaines productions cellulaires (noyaux, leucites).

Lorsqu'elles ont atteint une certaine dimension, probablement maxima, les granulations se divisent transversalement et les granulations filles se montrent alors disposées par groupes de deux. Dans chaque groupe, par suite d'accroissement, deux granulations filles arrivent presque en contact et leur ensemble constitue alors un bâtonnet ou disque épais (1). C'est entre les disques épais ainsi formés qu'apparaîtront plus tard les disques minces (Pl. XVIII, fig. 5).

Ainsi donc, *les fibrilles se développent d'une façon graduelle aux dépens de filaments d'abord homogènes, différenciés au sein des protoplasmas fusionnés des cellules cardiaques embryonnaires ou myoblastes.*

Ce mode de développement des fibrilles n'est pas simplement hypothétique, car il est corroboré par plusieurs faits importants :

1° Il permet de comprendre la constitution des disques épais telle que la montre la coloration à l'hématoxyline ferrique (Voy. Pl. XVIII, fig. 1).

2° Il est assez naturel que les disques minces des fibrilles, qui, comme on le sait, sont d'une nature différente de celle des disques épais, se développent après ces derniers. Il existe en effet, dans le cœur de l'Escargot et probablement d'autres Invertébrés, ainsi que dans les muscles des Salpes, des fibrilles formées uniquement d'une suite de disques épais entre lesquels ne sont pas interposés de disques minces

(1) Si l'on admet que les granulations régulièrement espacées des fibrilles embryonnaires se développent par divisions répétées d'une granulation mère, il est très probable également que les disques épais se constituent seulement à la suite de plusieurs divisions transversales successives de ces granulations arrivées à un certain développement et ayant eu pour objet l'accroissement en longueur du filament.

ou du moins chez lesquelles ils ne sont pas mis en évidence à l'aide des méthodes de coloration qui les font apparaître dans les fibrilles ordinaires. Ces fibrilles représenteraient ainsi l'une des phrases du développement des fibrilles striées du cœur et des muscles volontaires des Vertébrés.

3° Enfin, certaines fibrilles complètement constituées des jeunes embryons (jusqu'à 110 millimètres environ), mais qui ont encore à s'accroître en longueur, montrent à leurs extrémités des traces incontestables de leur mode de développement.

J'ai pu observer en effet très nettement des extrémités effilées de fibrilles dans lesquelles on voit, à la suite d'une série régulièrement alternante de disques épais et de disques minces, une série de disques épais (sans disques minces interposés entre eux), puis une succession de granulations de plus en plus fines (1).

Il est hors de doute que ces extrémités sont en voie d'accroissement puisqu'on ne les observe que chez les jeunes embryons. Les fibrilles des embryons plus âgés se terminent vraisemblablement comme celles des adultes, soit sur les anneaux fibreux, soit au sommet des muscles papillaires (Voy. Pl. XVIII, fig. 6).

Enfin, comme Godlewski [72-73] et ainsi que l'avaient supposé d'abord Rouget [82] et Martin Heidenhain (2) [58-18-19], j'ai observé très fréquemment dans le myocarde de divers embryons, que les fibrilles striées complètement développées, se multiplient par une division longitudinale se produisant progressivement d'une extrémité vers l'autre. Ces fibrilles en voie de division affectent la forme d'un **V** dont les branches, très allongées, forment entre elles un angle très aigu.

Étant donné ce mode de développement des fibrilles et ce

(1) D'après Godlewski [72-73], la segmentation des fibrilles embryonnaires, primitivement continues, en une série de bâtonnets ou disques épais, paraît se produire en même temps dans toute leur longueur.

(2) *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIII, p. 655, 1894.

fait que plusieurs auteurs, notamment Eisen (1) ont observé l'analogie des filaments kinoplasmiques de la figure de division indirecte des noyaux et des fibrilles musculaires, au point de vue de la structure et des réactions colorantes, je considère, avec M. Prenant (2), *les fibrilles striées comme représentant, dans la cellule musculaire, le kinoplasma* (3) *spécialisé et propre à cette espèce cellulaire* (4).

Il n'est plus possible d'admettre, avec Kölliker et Wagener, que les fibrilles musculaires sont le produit de la différenciation même du protoplasma, c'est-à-dire des organes alloplasmatiques, incapables de se multiplier par division, puisqu'il paraît bien établi que ces formations ont non seulement la faculté d'assimiler et de s'accroître, mais encore celle de se multiplier par divisions longitudinales successives.

D'après Godlewski, les fibrilles striées se développent aux dépens de granulations plasmiques (mitochondres), ayant de l'affinité pour les matières colorantes, qui se disposent en files et sont unies par un filament homogène colorable par l'éosine. Cet auteur ne dit pas catégoriquement que le filament éosinophile apparaît après la disposition des granulations en files, mais il le laisse supposer (5). Suivant

(1) The Spermatogenesis of Batrachoseps (*Journ. of Morphology*, XVII, 1900).

(2) Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme); étude critique (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, XXXIV, 1899).

(3) Le kinoplasma est constitué par des filaments protoplasmiques spécialement préposés aux mouvements de la cellule.

(4) Cette conclusion est conforme aux vues de M. Heidenhain et de Godlewski (Voy. la note de la page 332).

(5) Godlewski [73] s'est exprimé ainsi sur le développement des fibrilles : « Les fibrilles striées, aussi bien dans les muscles du squelette que dans les muscles du cœur, ont pour origine les petites granulations plasmiques primaires. Des fibrilles très fines (*fibrilles élémentaires* d'Apathy, *fibrilles histologiques* d'Heidenhain) apparaissent par suite de la disposition, en rangées régulières, des granulations qui sont unies par un fin filament plasmique. Par l'accroissement, l'épaississement et la différenciation de la structure interne des fibrilles, a lieu en définitive la formation de deux espèces de substances et l'apparition de la striation [segments colorés en bleu foncé (*disques* Q) unis par des segments colorés en rouge (*bandes* J)]. Les fibrilles s'étendent sur de longs espaces, indépendamment des limites des cellules d'origine. »

moi, la première ébauche de la fibrille est au contraire un filament homogène, colorable en rouge par l'éosine, mais ayant d'abord peu d'affinité pour l'hématoxyline ferrique ; c'est seulement plus tard que de fines granulations plasmiques, régulièrement disposées, se différencient dans son intérieur. Ce processus de développement me paraît plus logique, parce que l'apparition de filaments homogènes dans tout protaplasma contractile est une première ébauche, tandis que la différenciation de ces filaments en segments successifs ayant des propriétés différentes est un perfectionnement qui doit se produire plus tard (1).

IV. — Résumé.

En résumé, *les fibrilles, d'abord à une phase embryonnaire, se différencient ensuite complètement sur presque tout leur parcours, tandis que leurs extrémités restent à l'état embryonnaire et permettent leur accroissement en longueur, jusqu'à ce qu'elles soient arrivées à leur point d'insertion. Cet accroissement en longueur terminé ou même avant, elles se multiplient alors par divisions longitudinales successives et forment des faisceaux plus ou moins volumineux à brins parallèles. Les faisceaux de fibrilles sont d'abord disposés en surfaces prismatiques irrégulières au centre desquelles sont des colonnes protoplasmiques renfermant des files de noyaux. Ainsi se constituent les fibres cardiaques embryonnaires, dont les écorces, d'abord confondues, se délaminent ensuite sur des longueurs variables, de telle sorte qu'elles se laissent séparer sous l'action*

Martin Heidenhain [58] admet aussi un mode de développement analogue pour les fibrilles.

(1) Martin Heidenhain (*Anat. Anz.*, Bd. XXI, 1902) attribue la striation particulière des fibrilles aux tensions maxima qui se produisent dans deux sens perpendiculaires, l'un longitudinal et l'autre transversal. Celles-ci amènent, dans ces éléments, le développement de parties différentes dont l'alternance se produit avec une régularité mathématique : les unes, orientées longitudinalement, sont les bâtonnets de la substance musculaire même (Q) ; les autres, dirigées transversalement, sont les membranes transversales (Z et M).

de certains réactifs, en fragments irréguliers dont les faces latérales sont lisses tandis que les extrémités, simples ou ramifiées, présentent des traces de ruptures artificielles indiquant que celles-ci étaient en continuité avec les extrémités correspondantes d'autres fragments.

Chez les Vertébrés inférieurs, ces fibres ne subissent que de légères modifications avant de devenir adultes, car chez ces dernières, l'écorce de fibrilles reste peu développée relativement au sarcoplasma qu'elle entoure. Il faut noter aussi que quelques fibrilles, n'atteignant pas les anneaux fibreux des orifices auriculo-ventriculaires ou la base du bulbe artériel, forment ces extrémités effilées qui se laissent isoler dans les travées du cœur de ces animaux.

Chez les Vertébrés supérieurs, au contraire, le diamètre des fibres s'accroît notablement pendant que les fibrilles se multiplient et envahissent progressivement le sarcoplasma. En outre, la délamination des écorces en contact aboutit à la production de véritables fentes plus ou moins allongées qui sont envahies par de nombreux capillaires et des cellules conjonctives rameuses. Ces fentes se tapissent enfin de sarcolemme, ce qui individualise complètement ces fibres sur des longueurs variables (1).

(1) L'apparition des fentes se produit vraisemblablement sous l'influence du développement progressif des capillaires et des cellules conjonctives rameuses qui constituent, suivant l'expression de Renaut, la *formation fasciculante du myocarde.*

CONCLUSIONS PRINCIPALES (1)

I*. — Les travées ou la paroi compacte du muscle cardiaque des Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens, Reptiles) sont constituées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, anastomosées en un réseau très compliqué à mailles allongées, mais qui est hérissé de branches aveugles plus ou moins nombreuses, de forme et de longueur variées.

II*. — Les cellules musculaires, telles que les comprenaient les auteurs classiques (Kölliker, Ranvier, Renaut), n'existent pas dans le cœur des Vertébrés inférieurs, car les fragments, de forme plus ou moins compliquée, qu'on peut en isoler à l'aide de la potasse caustique (40 p. 100) ou de l'acide azotique (20 p. 100), présentent toujours des branches terminées par des lignes en escalier, indice de ruptures artificielles.

III*. — Les travées ou faisceaux de fibres du cœur des Vertébrés inférieurs se terminent tous par des extrémités coniques à pointe émoussée, absolument semblables à celles des fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs ou des muscles volontaires, soit à la base du bulbe artériel, soit aux anneaux fibreux des orifices auriculo-ventriculaires.

IV. — Les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs (Oiseaux et Mamnifères) sont absolument continues dans toute l'étendue du muscle cardiaque et elles se terminent par des extrémités coniques, simples ou bifurquées, soit au sommet des muscles papillaires, soit sur les anneaux fibreux des quatre orifices.

Chez les Oiseaux, cependant, quelques fibres se terminent

(1) Ces conclusions ont été communiquées au Congrès de l'Association pour l'avancement des Sciences (session d'Angers, 1903). Les conclusions nouvelles, propres à l'auteur, sont marquées d'un astérisque (*). Les conclusions d'autres auteurs, confirmées ou non, ne sont accompagnées d'aucun signe.

librement, au sein même de la musculature, par des extrémités régulièrement effilées.

V. — Les cellules cardiaques, telles que les comprenaient les auteurs classiques, n'existent pas en réalité et ne sont que des produits de rupture artificielle.

VI*. — Les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs sont toutes constituées d'une façon analogue; elles comprennent une colonne sarcoplasmique contenant les noyaux, à la périphérie de laquelle sont situées des fibrilles striées réparties soit en une seule assise, soit en plusieurs assises dont les éléments sont alors disposés irrégulièrement.

VII*. — Ces fibres sont en contact direct dans les travées et le plus souvent aussi dans les parois compactes, puisque, dans ces dernières régions, les capillaires et les cellules conjonctives sont rares.

VIII*. — Dans les fibres cardiaques des Mammifères, les fibrilles, plus serrées à la périphérie qu'au centre, sont groupées soit en feuillets plans ou flexueux à direction radiale, soit en petites colonnettes creuses ou pleines, irrégulières.

IX*. — Les fibres cardiaques des Marsupiaux sont constituées comme celles des Mammifères ordinaires, tandis que celles des Monotrèmes, d'un faible diamètre, se rapprochent beaucoup de celles des Chéloniens, des Crocodiliens et surtout de celles des Oiseaux.

X*. — Les fibres cardiaques des Oiseaux ont une constitution analogue à celles des Chéloniens et des Crocodiliens. Leurs fibrilles, réparties en deux ou plusieurs assises, sont généralement groupées en feuillets plus ou moins étroits à direction radiale.

XI. — Il existe, autour des fibres cardiaques des Mammifères, un sarcolemme se présentant sous forme d'une très fine membrane froncée et adhérente au niveau des disques minces des fibrilles périphériques.

XII*. — Ce sarcolemme, indépendant du tissu conjonctif fasciculant du myocarde, n'est probablement qu'une simple

différenciation de la partie périphérique superficielle du sarcoplasma.

XIII*. — Les fibres cardiaques des Oiseaux et des Crocodiliens sont également entourées par un sarcolemme.

XIV*. — L'apparition du sarcolemme, autour des fibres cardiaques, est vraisemblablement liée à la présence du tissu conjonctif ou de capillaires entre elles.

XV*. — La transition entre les fibres cardiaques des Vertébrés inférieurs et celles des vertébrés supérieurs s'établit par l'intermédiaire des fibres des Chéloniens et des Crocodiliens qui se rapprochent beaucoup, d'une part de celles des Oiseaux et d'autre de celles des Monotrèmes (Echidné).

XVI*. — Les cellules constitutives des fibres de Purkinje ne représentent ni des fibres musculaires arrêtées dans leur développement, ni des formes ancestrales des fibres musculaires, mais sont des formations spéciales, se différenciant de très bonne heure au-dessous de l'endocarde et dont le rôle est probablement de réaliser, pendant la contraction du cœur, un certain degré de tension de l'endocarde (cette dernière supposition a été faite par Reichert et développée par Renaut).

XVII*. — Les bandes transversales scalariformes striées sont des formations spéciales aux Mammifères adultes, aux jeunes Mammifères quelque temps après la naissance et aussi à certains Oiseaux arrivés à leur complet développement. Je n'ai pu les mettre en évidence chez l'Oie, le Canard, ainsi que chez tous les Vertébrés inférieurs.

XVIII*. — Les bandes transversales scalariformes striées sont des pièces ne prenant aucune part active à la contraction et dont les faces se comportent comme des disques minces dont elles tiennent d'ailleurs la place.

XIX*. — La dissociation segmentaire des fibres cardiaques de l'Homme, qui se produit à la suite de certaines maladies aiguës, est due à la fois à une altération de ces pièces et à la dégénérescence des séries d'éléments musculaires situés à leur contact.

XX*. — Le développement des bandes transversales scalariformes striées a lieu quelque temps après la naissance ; il se fait aux dépens de séries transversales de disques minces qui s'épaississent d'abord et dont la constitution se modifie ensuite progressivement.

XXI*. — L'accroissement en longueur des fibres cardiaques se fait très vraisemblablement par l'apparition de nouveaux éléments musculaires au contact, mais non aux dépens des bandes transversales scalariformes striées.

XXII. — Les bandes transversales scalariformes striées ne représentent pas les limites des prétendues cellules constitutives des fibres cardiaques.

XXIII*. — Elles ne sont pas non plus des *stries d'épaississement* provenant de contractions anormales qui se produisent au moment de la mort des fibres ainsi que le suppose von Ebner, ni de *pièces intercalaires* servant à l'accroissement en longueur des fibres cardiaques comme l'admet M. Heidenhain.

XXIV*. — Les bandes transversales scalariformes striées sont très probablement des *pièces de perfectionnement* des fibres cardiaques dont la présence est liée à leur disposition rétiforme et surtout à leur mode de contraction qui est à la fois rythmique et rapide. Elles diviseraient les fibres cardiaques, à la façon de tendons minuscules, en segments successifs, dont une partie seulement se contracteraient lors d'une systole, pendant que les autres resteraient au repos.

XXV. — Dans une fibre cardiaque, les séries transversales de disques minces situés au même niveau sont unis entre eux, soit dans toute la largeur de la fibre, soit dans les portions comprises entre sa surface et une fente longitudinale, par de minces membranes dérivées du sarcoplasma, lesquelles présentent, vis-à-vis de certaines matières colorantes comme le sarcolemme qui en dérive également, les mêmes réactions que ces disques minces.

XXVI. — L'existence d'une membrane moyenne (M),

située au milieu de la strie claire ou disque de Hensen et analogue à un disque mince, quoique plus ténue, ne me paraît nullement démontrée.

XXVII*. — Les fibres cardiaques de tous les Vertébrés se développent aux dépens de myoblastes qui se sont fusionnés de très bonne heure en un *syncytium* ou plutôt qui ont été unis dès l'origine en un véritable *plasmodium*.

XXVIII. — Le myocarde des embryons de Vertébrés se contracte déjà rythmiquement, avant que des fibrilles striées n'apparaissent dans les protoplasmas complètement fusionnés de ses myoblastes.

XXIX*. — Chez les embryons de tous les Vertébrés et jusqu'à une phase plus ou moins avancée de leur développement, les fibres ne sont pas encore individualisées, c'est-à-dire que leurs écorces mitoyennes de fibrilles striées sont intimement unies les unes aux autres, sans qu'il soit possible de distinguer, dans les coupes longitudinales ou transversales, les portions qui appartiennent à une fibre de celles qui appartiennent à ses voisines.

XXX*. — Chez ces embryons, la multiplication des fibres, individualisées ou non, a lieu très vraisemblablement par divisions successives se produisant à la suite de la multiplication des fibrilles en différents points des lames fibrillaires, ce qui entraîne la production de nouvelles lames cloisonnant les colonnes prismatiques de sarcoplasma.

XXXI*. — La fibre cardiaque des Vertébrés supérieurs (Mammifères par exemple), pendant son développement, passe par une série de phases représentées chacune chez les autres Vertébrés adultes des classes inférieures.

XXXII*. — Les fibres cardiaques des fœtus de Mammifères à terme, déjà individualisées et anastomosées entre elles, ont atteint à peu près leur nombre définitif et dès lors elles ne font plus guère que s'accroître en même temps qu'elles achèvent leur évolution (apparition du sarcolemme).

XXXIII. — Les fibrilles se développent d'une façon graduelle et n'apparaissent pas d'emblée, avec leur constitution

définitive, dans les corps cellulaires plus ou moins fusionnés des cellules cardiaques embryonnaires.

XXXIV*. — Les fibrilles, complètement constituées sur presque toute leur longueur, peuvent s'accroître par leurs extrémités qui sont effilées et ont conservé la structure embryonnaire.

XXXV. — Dans les fibres cardiaques, les fibrilles complètement constituées se multiplient bien par division longitudinale ainsi que l'ont supposé Rouget, M. Heidenhain et comme l'a constaté récemment Godlewski.

NOTE COMPLÉMENTAIRE

Mon travail était en grande partie imprimé lorsque j'ai reçu de M. Ch.-J. Martin, professeur à l'Université de Melbourne et actuellement directeur de l'Institut Lister à Londres, un cœur d'Échidné (*Echidna hystrix*) et un cœur de Péramèle (*Perameles nasuta*) fixés au liquide de Zenker suivant mes indications. L'examen de préparations des cœurs de ces Mammifères m'a donné les résultats suivants :

1° Les fibres cardiaques du Péramèle (*Marsupial*) sont constituées comme celles des autres Mammifères. D'une forme irrégulière, elles sont plus volumineuses que celles de *Didelphys lanigera*, et les noyaux, également plus volumineux, ont en général une hauteur trois à quatre fois plus grande que le diamètre. Les fibrilles y sont le plus souvent disposées en larges lames radiales serrées les unes contre les autres.

2° Les fibres cardiaques de l'Échidné (*Monotrème*) sont au contraire très différentes de celles des Mammifères ordinaires ; elles ressemblent à celles des Oiseaux au point de vue de la forme, des dimensions et aussi de la disposition des fibrilles à leur intérieur. Ces fibres ont une section arrondie ou elliptique et les fibrilles y sont disposées en étroites lames radiales entourant une colonne sarcoplasmique développée, renfermant aussi quelques fibrilles isolées. Cette structure des fibres s'observe surtout au voisinage de l'endocarde (Voy. fig. 6, *a*). Dans les couches périphériques du myocarde, les fibres atteignent un diamètre plus considérable et, à part une colonne sarcoplasmique plus développée, elles ressemblent assez à celles du Lapin (Voy. la fig. 6, *b*, et comparez-la aux figures 13 et 14, Pl. XVI).

De plus, dans les fibres cardiaques de l'Échidné, j'ai reconnu, contrairement à ce que j'avais observé dans un autre échantillon de cœur plus ou moins bien fixé et conservé dans l'alcool (1), l'existence de nombreuses bandes transversales scalariformes, d'épaisseur assez faible et à peine striées. Notons enfin que sous l'endocarde de ce Mammifère, se trouvent des fibres de Purkinje, d'un diamètre notablement supérieur à celui des fibres ordinaires, tandis qu'il n'en existe pas chez le *Didelphys lanigera* et le *Perameles nasuta* appartenant à l'ordre des Marsupiaux.

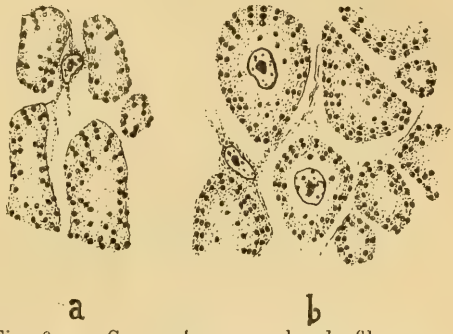


Fig. 6. — Coupes transversales de fibres cardiaques d'Echidné. — *a*, prises au voisinage de l'endocarde ; *b*, prises au voisinage du péricarde. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique, obj. 1/18 imm. hom. ocul. comp. 9 ; dessin exécuté à la chambre claire au niveau de la table de travail.

Ces nouvelles données ne font heureusement que confirmer nos conclusions en les précisant : elles nous montrent que *les fibres cardiaques des Monotrèmes ont des formes intermédiaires entre celles des oiseaux et celles des mammifères ordinaires inférieurs* (*Rongeurs*).

En terminant, je remercie vivement M. le professeur Martin de son précieux envoi qui m'a été d'une très grande utilité.

(1) Voy. la note du bas de la page 282.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

STRUCTURE DES FIBRES CARDIAQUES

[1] Aeby (C.), Ueber die Bedeutung der Purkynie'schen Fäden im Herzen. *Zeitschr. f. ration. Medicin*, 3 R., Bd XVII, p. 195, 1862.

[2] Arnold (J.), Ueber feinere Struktur und Architectur der Zellen. III Theil : Muskelgewebe. *Arch. f. Mik. Anat. u. Entwickl.*, Bd LII, p. 762, Taf. I, 1898.

[3] Browicz (T.), Ueber das Verhalten der Kittsubstanz der Muskelbalken des Herzens in pathologischen Zuständen u. Przeglad lekarski und Wiener Klinische Wochenschrift, 1889.

[4] Browicz (T.), Ueber die Bedeutung der Veränderungen der Kittsubstanz der Muskelbalken des Herzmuskels. *Arch. f. path. Anat.*, Bd CXXXIV, 1893.

[5] Cajal (R.), Textura de la fibra muscular del corazon. *Revista trimestrial de histologia normal y patologica*, 1 Mayo 1888.

[6] Chalot, Étude sur la désintégration de la fibre musculaire cardiaque. *Thèse Fac. méd. Paris*, 1880.

[7] Chiarugi (G.), Delle condizioni anatomiche del cuore al principio della sua funzione e contributo alla istogenesi delle cellule muscolari cardiache. *Atti d. R. Acad. d. Fisiocritici Siena*, S. 3, vol. IV, p. 59, 1887.

[8] Colrat, Contribution à l'étude des myocardites chroniques et de la désintégration cardiaque. *Lyon médical*, t. XXXII, p. 253, 1879.

[9] Déjerine, Sur les altérations du myocarde comme cause de mort subite dans la fièvre typhoïde. *C. R. Soc. de biol.*, 26 déc. 1885.

[10] Durand, Étude anatomique sur le segment cellulaire contractile et le tissu connectif du muscle cardiaque. *Thèse Fac. de méd. de Lyon*, 1879.

[11] Eberth, Die Elemente der quergestreiften Muskelfasern, bes. des Herzens. *Vichow's Archiv*, Bd XXXVII, 1866.

[12] Von Ebner (V.), Ueber Kittlinien der Herzmuskelfasern. *Sitzbr. der Wien. Akad. Math.-nat. Kl.*, Bd CIX, Abth. III, 1900.

[13] Von Ebner (V.), *In Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 6e édit., 2o p., p. 605. Leipzig, 1902.

[13 *bis*] Von Ebner (V.), Ueber die naturlichen Enden der Herzmuskelfasern Verhandlungen der Morphologisch-Physiologischen. Gesellschaft zu Wien, 2 December 1902.

[14] Ecker (Alex.), Die Anatomie des Frosches, 2e dit., Braunschweig, 1888. — The Anatomy of the frog. Translated, with numerous annotations and additions, by G. Haslam, p. 218 et 219. Oxford, 1889.

[15] Fredericq (L.), Génération et structure du tissu musculaire. Bruxelles, 1875.

[16] Gastaldi (B.), Neue Untersuchungen über die Muskulatur des Herzens. *Würzb. naturw. Zeitschr.*, Bd III, p. 6, 1862.

[17] Glaser (F.), Haben die Muskelprimitivbündel des Herzens eine Hülle? *Arch. pathol. Anat.*, Bd CLIV, H. 2, p. 291-300, m. 1 Abb.; *Inaug. dissert.* Berlin, 1898.

[18] Heidenhain (M.), Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen. *Anat. Anz.*, Bd XVI, 1899.

[19] Heidenhain (M.), Ueber die Strucktur des menschlichen Herzmuskels. *Anat. Anz.*, Bd XX, n° 2 u. 3, 23 sept. 1901.

[20] Hoche, Recherches sur la Structure des fibres musculaires cardiaques. *Bibliogr. anat.*, n° 3, mai-juin 1897.

[21] Hoyer (H.), Ueber die Struktur und Kerntheilung der Herzmuskelzellen. *Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, nov. 1899.

[22] Hoyer (H.), Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. Ebenda, mars 1901.

[23] Kasem-Beck und Dogiel, Beitrag zur Kenntniss der Struktur und der Funktion des Herzens der Knochenfische. *Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie*, Bd XXXVII, p. 247, 1882.

[24] Von Kölliker (A.), Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen, p. 601, fig. 279. Leipzig, 1850.

[25] Von Kölliker (A.), Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI Auflage, Bd I. Leipzig, 1888.

[26] Langerhans (P.), Zur Histologie des Herzens. *Virchow's Arch.*, Bd LVIII, p. 65, 1873.

[27] Leeuwenhœck, Opera omnia seu Arcana Naturæ, etc.; épist. LII, p. 412. Leyde, 4 vol. in-4, 1715-22.

[28] Leydig (F.), Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, 1857.

[29] Lower [R.], Tractatus de corde, cap. I, p. 28 et suiv., pl. II, fig. 1-8, 1669 (reproduit dans Manget, *Bibliotheca anatomica*, t. I, p. 882, édit. de 1699).

[30] Mac Callum, On the histology and histogenesis of the heart muscle cell. *Anat. Anz.*, Bd XIII, n°s 23-24, Aug. 1897.

[31] Marceau (F.), Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. *C. R. Soc. de biol.*, 22 juin 1901. *Thèse de la Fac. de méd. de Nancy*, 1901-1902, et *Bibliogr. anat.*, t. X, 1902.

[32] Marceau (F.), Notes sur les modifications de structure qu'éprouve la fibrille striée cardiaque des Mammifères pendant sa contraction. *Bibliogr. anat.*, t. X, 1902.

[33] Marceau (F.), Recherches sur le développement et sur les fonctions des traits scalariformes, zones de bâtonnets, ponts intercellulaires ou pièces intercalaires des fibres cardiaques des Mammifères. *C. R. Soc. de biol.*, 14 juin 1902.

[33 *bis*]. Id., Recherches sur les bandes transversales scalariformes striées des fibres cardiaques. *Mém. de la Soc. d'hist. nat. du Doubs*, n° 5, 1903, et *C. R. Acad. des Sc.*, 29 juin 1903.

[34] Marceau (F.), Note sur la structure du cœur chez les Vertébrés inférieurs. *C. R. Soc. de biol.*, 19 juillet 1902.

[34 *bis*] Id., Recherches sur la constitution et sur la stucture des fibres car-

diaques chez les Vertébrés inférieurs. *C. R. Acad. des Sc.*, 6 juillet 1903.

[35] Marceau (F.), Note sur la structure des fibres musculaires cardiaques chez les Oiseaux. *C. R. Soc. de biol.*, 20 décembre 1902.

[36] Marchesini (R.) et Ferrari (F.), Untersuchungen über die glatte und die gestreifte Muskelfaser. *Anat. Anz.*, Bd. XI, p. 138, 1896.

[37] Meigs (V.), The penetration of the muscular fibres of the human heart by capillaries, and the existence in that organ of very large capillaries. *Journ. Anat. and Physiol. Londres*, V. 35, p. 243-247, 1 pl., 1899. (D'après l'analyse du Jahresb. de Schwalbe.)

[38] Mollard (J.), De la myocardite segmentaire essentielle, etc. *Thèse de la Fac. de méd. de Lyon*, 1889.

[39] Mollard et Regaud, Lésions du myocarde dans l'intoxication aiguë par la toxine diphtérique. *Ann. de l'Institut Pasteur*, t. XI, p. 97, 1897.

[40] Minervini (R.), Particolarita di struttura delle cellule muscolari der cuore. *Anat. Anz.*, Bd XV, n° 1, p. 7-15, 1898.

[41] Paladino (G.), Contribuzione all'anatomica, istologia e fisiologia der cuore. *Movim. méd. chirurg. Napoli*, 1876.

[42] Pohl-Pincus, Ueber die Muskelfasern des Froscherzens. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd XXIII, p. 500, 1884.

[43] Przewosky, *Arch. des Sc. biolog. de Saint-Pétersbourg*, t. II, n° 2, p. 286, et *Gazeta lekarska*, n° 24, 1893.

[44] Ranvier (L.), Leçons d'Anatomie générale sur le système musculaire recueillies par J. Renaut. Paris, 1880.

[45] Remak (R.), Ueber den Bau des Herzens. *Muller's Archiv. f. Anat. und Physiol.*, p. 76, 1850.

[46] Renaut et Landouzy, Note sur les altérations du myocarde accompagnant l'inertie cardiaque. *C. R. Soc. de biol.*, et *Gaz. méd. de Paris*, 1877.

[47] Renaut (J.), Traité d'histologie pratique. Paris, 1893.

[48] Rouget (Ch.), Mémoire sur les tissus contractiles et la contractilité. *Journ. de la physiologie de l'Homme et des animaux*, dirigé par Brown-Séquard. Paris, 1863.

[49] Schweigger-Siedel. Daz Herz, in *Stricker's Handbuch d. Gewebelehre*, t. I, 1871.

[50] Vesale, De corporis humani fabrica. *Opera omnia*, t. 1, p. 508 et suiv., édit. de 1625.

[51] Wagener (G.), Ueber die quergestreiften Muskeln des Herzens. *Sitzb. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. zu Marburg*, p. 141, 1872.

[52] Weismann (A.), Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und der Thierreiche. Reichert, *Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1861.

[53] Winkler (F. N.), Scheiden und Theilung der primitiven Muskelbündel im Herzen. *Archiv. f. Anat.*, Heft. II, p. 221, Taf. VII, 1867.

CONSTITUTION DE LA SUBSTANCE CONTRACTILE (1)

[54] Bremer (L.), Ueber die Muskelpindeln nebst Bemerkungen über

(1) Je me suis borné, pour cette question, à signaler seulement les ouvrages se rapportant aux points spéciaux que j'ai examinés. On en trouvera

Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXII, 1883.
[55] Cajal. (R.), Travail cité au n° 5.
[56] Carnoy (J.-B.), La biologie cellulaire, étude comparée de la cellule dans les deux règnes. Lierre, 1884.
[57] Van Gehuchten (A.), Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. *La cellule*, t. II, 1886; *Anat. Anz.*, 1887, et *La cellule*, t. IV, 1888.
[58] Heidenhain (M.), Struktur der kontraktilen Materie. 1. Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz. *Ergeb. der Anat. u. Entwichlung.*, von F. Merkel u. R. Bonnet, Bd VIII, 1898.
[59] Marshall (C. F.), Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom, and a theory of muscular contraction. *Quart. Journ. of mik. Sc.*, vol. XXV, 1887, et vol. XXVIII, 1888.
[60] Melland (B.), A simplified view of the histology of the striped muscle-fibre. *Quart. Journ. of mikr. Sc.*, vol. XXV, N. S., 1885.
[61] Retzius (G.), Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. *Biol. Unters. herausgeg.* von Retzius. Stockholm, 1881.
[62] Retzius (G.), Muskelfibrille und sarkoplasma. *Biol. Unters. von Retzius.* Stockholm, 1890.

DÉVELOPPEMENT DES FIBRES CARDIAQUES

[63] Aeby (C.), Travail cité au n° 1.
[64] Bernays (A. C.), Entwickelungsgeschichte der Atrioventricularklappen. *Morphol. Jahrbuch.*, Bd II, p. 478, Taf. II, 1876.
[65] Von Ebner (V.), Travail cité au n° 12.
[66] Von Ebner (V.), Travail cité au n° 13.
[67] Eckhard (C.), Zur Entwickelungsgeschichte der Herzmusculatur. *Zeitz. f. rat. Med.*, Bd XXIX, Hft. 1, 1866.
[68] Fox (W.), On the developement of striated muscular fibre. *Phil. Transact.*, 1866.
[69] Fredericq (L.), Travail cité au n° 15.
[70] Gastaldi (B.), Travail cité au n° 16.
[71] Godlewski (E.), Ueber Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere. *Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, avril 1900.
[72] Godlewski (E.), Ueber die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes. *Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, mars 1901.
[73] Godlewski (E.), Die Entwicklung des Skelet und Herzmuskelgewebes der Säugethiere. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd LX, p. 111, 1902.
[74] Goldenberg (B.), Untersuchungen über die Grössenverhältnisse der Muskelfasern des normalen, sowie des atrophischen und des hypertrophischen Herzens des Menschen. *Diss. Dorpat*, 1885, und *Virchow's Arch.*, Bd CIII.
[75] Hoyer (H.), Travail cité au n° 21.

la bibliographie complète dans les articles de M. Heidenhain [58] et de Prenant. (Questions relatives aux cellules musculaires. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, vol. I, *Notes et revue*, n°s 3, 4, 5, 6 et 7, 1903.)

[75 *bis*] Hoyer (H.), Travail cité au n° 22.
[76] Von Kölliker (A.), Embryologie, traduct. française de P. Schneider, p. 952, fig. 559.
[77] Mac Callum, Travail cité au n° 30.
[78] Marceau (F.), Travail cité au n° 31.
[79] Marchesini (R.) et Ferrari (F.), Travail cité au n° 36.
[80] Minervini (R.), Travail cité au n° 40.
[81] Ranvier (L.), Travail cité au n° 44.
[82] Rouget (Ch.), Mémoire sur le développement embryonnaire des fibres musculaires de la vie animale et du cœur. *Journ. de la physiologie de l'Homme et des animaux*, dirigé par Brown-Séquard, 1863.
[83] Solger (Bernh), Ueber Kernreihen im Myocard. Mitth. des naturw, Ver, für Neurapommern und Rügen, 1891.
[84] Solger (Bernh), Zur Kenntniss und Beurtheilung der Kernreihen im Myocard. *Anat. Anz.*, Bd XVIII, n° 4 u. 5, 1900.
[85] Tangl (F.), Ueber die Hypertrophie und das physiol. Wachsthum des Herzens. *Virchow's Archiv.*, Bd CXVI, 1889.
[86] Wagener (G.), Travail cité au n° 51.
[87] Weismann (A.), Travail cité au n° 52.
[88] Chiarugi, Travail cité au n° 7.

FIBRES DE PURKINJE

Purkinje, *Jahrbücher der medicin. Facultät zu Krakau*, p. 49, 1839.
Purkinje, Mikroskopisch-neurologische Beobachtungen. *Müller's Archiv.*, p. 281-295, 1845.
Henle, In *Canstatt's Jahresbericht*, p. 77, 1846.
Reichert, *Jahresbericht der mikrosk. Anat.*, in *Müller's Arch.*, p. 259, 1846.
Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, p. 67, 1852.
Von Hessling, Histologische Mittheilungen. *Zeits. f. wissens. Zool.*, p. 189, 1854.
Reichert, Contractile Substanz und Muskelfasern. *Müller's Archiv.*, p. 51-54, 1855.
Leydig, In *Canstatt's Jahresbericht*, p. 30, 1857.
Leydig, Lehrbuch der Histologie, p. 411, 1857.
Remak, Ueber die embryologische Grundlage der Zellenlehre. *Reichert's Archiv.*, p. 231, 1862.
Aeby, Ueber die Bedeutung der Purkinje'schen Fäden im Herzen, *Henle und Pfeuffer's Zeitschrift*, XVIII, p. 195-203 ; *Centralbl. f. wiss. med.*, Bericht, 1863.
Kölliker, Mikr. Anat., t. II, p. 484, 1867.
Obermeier, De filamentis Purkinianis. *Dissert. inaug.* Berlin, 1866.
Obermeier, *Reichert's Archiv.*, p. 245 et 358, 1867.
Max Lehnert, Ueber die Purkinje'schen Fäden. *Archiv. f. mikr. Anat.*, p. 26, Taf. III, 1868.
A. Frisch, Zur Kenntniss der Purkinje'schen Fäden. A. d. 60. *Bande der Wiener Sitzungsberichte*, Taf. I, 1869.
Schweigger-Seidel, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere von S. Stricker, Bd I, cap. VII, p. 183. Leipzig, 1871.
Ranvier, Traité technique d'histologie, p. 533-538, 1875.

GEGENBAUR (C.), Notiz über das Vorkommen Purkinje'scher Fäden. *Morph-Jahrb.*, Bd III, p. 633, 1875-1876.

RANVIER, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire, professées au Collège de France, recueillies par J. RENAUT, p. 297-303. Paris, 1880. Leçon du 24 mars 1876.

DURAND, Étude anatomique sur le segment cellulaire contractile et le tissu connectif du muscle cardiaque. *Thèse de Lyon*, p. 50-60, 1879.

SCHMALTZ, Die Purkinje'schen Fäden im Herzen der Haussäugethiere. *Arch. f. wiss. und prakt. Thierheilkunde*, Bd XII, 3 u. 4, p. 161-209 avec 2 pl. (d'après l'analyse du Jahresbericht de SCHWALBE), 1887.

RENAUT, Traité d'histologie pratique, t. I, p. 684-697, 1893.

MINERVINI (R.), Particolarita di struttura delle cellule muscolari del cuore. *Anat. Anz.*, Bd XV, n° 1, p. 7, 1899.

VON EBNER, Ueber die Kittlinien der Herzmuskelfasern. *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien*, décembre 1900.

HOYER (H.), Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. (Travail présenté le 4 mars 1901 à l'Académie des Sciences de Cracovie.)

MARCEAU, Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkinje et des fibres cardiaques. Comptes rendus des séances de la Société de biologie, 15 juin 1901. Publication dans le numéro du 22 juin 1901.

ID., *Thèse de la Faculté de médecine de Nancy* et *Bibliographie anatomique*, t. X, 1902.

HOFFMANN, Beitrag zur Kenntniss der Purkinje'schen Fäden im Herzmuskel. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1902.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées à la chambre claire et au même grossissement (obj. 8 Stiassnie, ocul. 2). Elles ont été réduites de moitié pour la reproduction, c'est-à-dire qu'elles sont représentées telles qu'on les obtiendrait directement à l'aide de l'objectif 5 et du même oculaire.

PLANCHE X

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7. — *Fragments de travées musculaires isolées d'une portion fraîche du cœur d'un* Lacerta muralis, *à l'aide de la solution de potasse caustique à 40 p. 100* (*cellules cardiaques des auteurs*). Ces fragments, de forme irrégulière et munis soit d'un noyau, soit de deux noyaux en contact ou séparés, présentent des prolongements dont les uns portent des traces évidentes de rupture artificielle (légères encoches ayant la forme du profil de marches d'escalier, fines extrémités tronquées), mais dont les autres, en raison de leur forme en apparence effilée régulièrement, pourraient être regardées comme des terminaisons naturelles de cellules musculaires ramifiées (fig. 1, 3 et 5).

La figure 2 montre en *a* deux prolongements de même direction venant de se séparer.

Dans la figure 7 est une extrémité *a* en forme de cône émoussé qui semble être véritablement naturelle.

Fig. 8 et 9. — *Fragments de travées musculaires isolés d'une autre portion fraîche du même cœur de* Lacerta muralis, *après une macération de quatre jours dans l'acide azotique à 20 p. 100.* Ces fragments, assez compliqués, bien qu'on puisse en observer d'autres de forme plus compliquée encore, sont de dimensions bien plus grandes que les précédents. Ils présentent néanmoins, à côté de prolongements régulièrement effilés, d'autres prolongements effilés avec encoches en escalier plus marquées, traces évidentes de rupture artificielle. Les noyaux qu'ils renferment ne sont pas visibles.

Fig. 10. — *Portion d'une travée musculaire rompue pendant la dissociation.* Les faisceaux de fibrilles sont rompus à différents niveaux, soit carrément, soit par encoches successives. Il n'y a que deux faisceaux effilés régulièrement et dépourvus d'encoches. Deux noyaux de l'endothélium qui tapisse cette travée sont visibles, mais les noyaux de la travée elle-même ne le sont pas.

Fig. 11, 12 et 13. — *Fragments de fibres musculaires cardiaques d'une Couleuvre vipérine* (Tropidonotus viperinus) *de 20 centimètres de longueur, isolés à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique.* Le cœur, enlevé sur l'animal quelques heures après sa mort, avait son ventricule en état de rigidité cadavérique, ce qui fait que les fragments de fibres, ainsi raccourcis, sont un peu plus gros et offrent une striation un peu plus serrée que si le cœur avait été enlevé distendu sur l'animal vivant.

La figure 12 montre en *e* une extrémité régulièrement effilée.

Les figures 11 et 13, une extrémité conique à pointe très légèrement émoussée.

Fig. 14. — *Fragment de fibre musculaire détaché d'une travée* T *dans une portion du cœur précédent traité par l'acide azotique à 20 p. 100 pendant quatre jours.* Ce fragment, muni de deux noyaux, est très long bien que son extrémité libre soit rompue ; aussi, la portion comprise entre les points *a* et *b* a été représentée en a_1, b_1.

Fig. 15. — *Extrémité conique légèrement émoussée d'une fibre isolée par le même procédé.*

Fig. 16, 17 et 18. — *Fragments de fibres musculaires isolés chez une Truite de de 25 centimètres de long, morte depuis quelques heures, après macération du cœur dans l'acide azotique à 20 p. 100 pendant quatre jours.* Ces fragments, simples ou ramifiés, sont munis de plusieurs noyaux et présentent, à côté d'extrémités naturelles effilées régulièrement, de nombreuses traces de rupture artificielle. La figure 17 montre en particulier une fibre qui se détache d'une travée T et émet, avant de se terminer par une extrémité effilée, des branches latérales rompues dont l'une d'elles (S) allait se perdre de nouveau dans le corps de la travée.

Fig. 19, 20, 21 et 22. — *Fragments de travées musculaires isolés d'une portion fraîche du cœur d'une Grenouille, à l'aide de la solution concentrée de potasse caustique.*

Fig. 19 et 20. — Cellules musculaires fusiformes terminées par des extrémités tronquées (indice d'une rupture artificielle). En 19, la cellule est vue de face, tandis qu'en 20 elle est vue de profil ; le noyau forme, dans cette dernière, une saillie notable sur l'une des faces de l'étroit ruban musculaire qui constitue la cellule.

Fig. 21. — Cellules rameuses dont l'extrémité inférieure seule est effilée régulièrement.

Fig. 22. — Deux cellules fusiformes unies par une région très effilée qui se rompt généralement, ce qui fait qu'on observe souvent des cellules fusiformes isolées.

Fig. 23, 24 et 25. — *Fragments de travées musculaires obtenus également chez la Grenouille à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100.*

Fig. 23. — Fragment à un noyau présentant de nombreuses traces de rupture artificielle.

Fig. 24. — Prolongement très allongé, ramifié et dépourvu de noyau, issu d'une fibre S se perdant dans une travée non dissociée.

Fig. 25. — Fragment de travée, constitué par un réseau compliqué de fibres et présentant néanmoins de nombreuses traces de rupture artificielle.

PLANCHE XI

Toutes les figures de cette planche, sauf les nos 16 et 17, ont été dessinées à la chambre claire puis réduites dans les mêmes conditions que celles de la planche précédente.

Fig. 1. — *Fragment de travée musculaire isolé dans un fragment du cœur d'un* Alligator lucius *de 62 centimètres de long, à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100.* On voit que les fibres sont étroitement anastomosées latéralement. Les flèches indiquent les fibres qui se prolongeaient sur une grande longueur.

Fig. 2. — Portion de fibre du cœur du même animal, détachée du bord d'une travée et présentant une extrémité naturelle effilée (*e*).

Fig. 3. — *Portion de fibre rameuse isolée du cœur d'une Lamproie marine* (Petromyzon marinus), *à l'aide du même réactif.* La dissociation a été effectuée alors que les fragments du cœur semblaient se réduire en poussière sous l'action des aiguilles. Cette fibre présente, à côté d'extrémités rompues artificiellement, une extrémité naturelle effilée régulièrement.

Fig. 4 et 5. — *Extrémités naturelles de fibres, observées dans les mêmes conditions que précédemment.*

Fig. 6. — *Fragment de fibres anastomosées isolé d'un cœur de* Testudo tabulata *conservé dans l'alcool.* Les extrémités de ces fibres montrent des traces de rupture artificielle. Les flèches indiquent que les parties inférieures de ces fibres se prolongeaient beaucoup.

Fig. 7. — *Fragment de travées anastomosées chez la Lamproie marine.* Le trajet des faisceaux des fibres est indiqué; quelques-uns s'entrecroisent.

Fig. 8. — *Extrémité naturelle d'une fibre musculaire de la queue du Lézard des murailles, isolée par une macération de deux jours dans l'acide azotique à 20 p. 100.* Cette extrémité conique, à pointe légèrement émoussée, montre nettement que les différents faisceaux de fibrilles qui la constituent se terminent eux-mêmes en pointe et à différents niveaux. Les noyaux sous-sarcolemmiques sont bien visibles.

Fig. 9, 10 et 11. — *Extrémités naturelles des travées musculaires cardiaques au niveau de l'anneau fibreux auricolo-ventriculaire ou de la base du bulbe aortique, isolées également à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100.* 9, Couleuvre vipérine; 10, Truite; 11, Grenouille.

Fig. 12, 13 et 14. — *Extrémités naturelles des travées musculaires au sein même de la paroi cardiaque, isolées par le même procédé.* 12, Couleuvre vipérine; 13, Couleuvre verte et jaune; 14, *Testudo tabulata.*

Fig. 15. — *Extrémité naturelle régulièrement effilée d'une fibre cardiaque chez le Poulet.*

Fig. 16. — *Bandes transversales scalariformes irrégulières de fibres de la paroi du ventricule gauche chez un Coq âgé de quatre ans et demi.* On voit que les fibres, fixées en état de contraction, sont anastomosées latéralement. L'une d'elles présente de nombreuses bandes transversales disposées très irrégulièrement, tandis que l'autre en est presque dépourvue. Dans l'une des fentes est un capillaire renfermant deux globules sanguins et dans une autre est une cellule conjonctive. Obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie; ocul. comp. 9. Dessin exécuté à la chambre claire de Malassez, projection sur la table de travail, réduit de moitié pour la reproduction.

Fig. 17. — *Bandes transversales scalariformes irrégulières d'une fibre de la paroi du ventricule gauche chez une Vache âgée de 15 ans.* On voit que cette fibre, fixée à l'état de relâchement, présente un noyau situé dans l'axe du fuseau sarcoplasmique renfermant aussi quelques granulations pigmentaires arrondies. Un capillaire rempli de globules sanguins est aussi visible. Même grossissement que pour la figure précédente.

PLANCHE XII

Toutes les figures de cette planche, ainsi que celles des deux suivantes, proviennent de cœurs fixés au liquide de Zenker (sauf indication contraire). Coupes colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine. Chambre claire ; obj. 1/18 im. hom. Stiassnie, ocul. 2.

Signification des lettres communes aux planches XII, XIII, XIV et XV.

F, Coupes transversales des fibres.
N, Noyaux des fibres.
E, Endocarde.
n, Noyaux des cellules endothéliales constituant l'endocarde.
c, Cellules conjonctives.
C, Coupes de capillaires sanguins.
S, Sarcoplasma inter- ou intrafasciculaire.

Fig. 1. — *Coupe transversale de faisceaux de fibres musculaires pris dans la région compacte du ventricule de la petite Lamproie de Planer* (Petromyzon Planeri). Les faisceaux, mal limités par un réseau lâche de cellules conjonctives rameuses, sont formés par des fibres musculaires assez souvent séparées les unes des autres par un léger intervalle. Les fibres ont la forme de tubes protoplasmiques cylindriques revêtus d'une seule assise de fibrilles et renfermant des noyaux occupant presque toute leur section. Une de ces fibres, munie d'un noyau ovalaire, est représentée à part en coupe optique longitudinale.

Fig. 2 et 3. — *Coupes transversales de fibres musculaires de la région spongieuse du ventricule chez la Lamproie fluviale* (Petromyzon fluviatilis). *Cœur fixé au formol.* En 2, est la coupe d'une travée revêtue d'endocarde formé d'une seule assise de cellules endothéliales à noyaux aplatis. Les fibres qui la constituent sont volumineuses et comprennent une colonne de sarcoplasma revêtue de fibrilles. Le plus souvent groupées par petits paquets. En 3, sont trois fibres un peu moins volumineuses d'une autre travée.

Fig. 4. — *Portion d'un faisceau de fibres de la musculature doublant le tissu élastique de la base du bulbe artériel chez une Rossette à grandes taches* (Scyllium catalus) *de 90 centimètres de long.* Les fibres, serrées les unes contre les autres, ont la même structure que chez *Petromyzon Planeri.* Le faisceau renferme un noyau saillant de cellule endothéliale. A sa périphérie est une cellule conjonctive à noyau volumineux dont les ramifications s'étendent entre les faisceaux de fibres. Une de ces cellules, isolée avec une portion de ses ramifications, a été représentée à droite (*ci*).

Fig. 5. — *Coupe transversale d'un faisceau de fibres musculaires de la région compacte de la paroi ventriculaire de la Torpille* (Torpodo marmorata). Les faisceaux, peu serrés les uns contre les autres, sont entourés par les ramifications de cellules conjonctives à noyaux volumineux. Les fibres, à section arrondie ou elliptique de diamètre variable, sont constituées par des cylindres de sarcoplasma limités par *une seule assise* de fibrilles et renfermant des noyaux volumineux assez nombreux. Elles sont réparties en groupes irréguliers, séparés les uns des autres par des espaces clairs assez développés (*e*) provenant de rétractions du sarcoplasma sous l'influence de la fixation.

Fig. 6. — *Coupe transversale d'une portion de travée musculaire comprise dans la région spongieuse du ventricule du même Poisson.* On voit que les fibres, constituées comme précédemment, sont plus régulières et plus serrées les unes contre les autres. On voit aussi que les noyaux de l'endocarde sont volumineux.

Fig. 7. — *Coupe longitudinale d'une travée musculaire prise dans la même région du ventricule chez le même Poisson.* Les noyaux de cette travée musculaire sont nombreux et très volumineux ainsi que ceux de l'endocarde. Le sarcoplasma inter- ou intrafasciculaire est très développé (ce qu'on juge bien mieux du reste sur les deux figures précédentes). Les fibrilles, très nettement striées, sont très fines (plus que celles des autres Poissons).

PLANCHE XIII

Fig. 1. — *Coupe transversale d'une travée musculaire de la région spongieuse du ventricule de la Truite* (Trutta fario). Les fibres, serrées les unes contre les autres, sont pourtant reconnaissables dans la travée et ont une écorce de fibrilles comprenant une ou deux assises.

Fig. 2. — *Coupe transversale de deux travées musculaires de la région spongieuse du ventricule de la Perche* (Perca fluviatilis). Ces travées, de faible diamètre, laissent à peine distinguer leurs fibres constitutives.

Fig. 3. — *Coupe transversale de travées musculaires, au niveau de leurs anastomoses, dans la région spongieuse du ventricule de l'Anguille* (Anguilla vulgaris). Les fibres constitutives des travées, très serrées les unes contre les autres sont à peine distinctes.

Fig. 4. — *Coupe transversale de deux travées musculaires, au niveau de leurs anastomoses, dans la région spongieuse du ventricule d'un Barbeau* (Barbus fluviatilis) *de 2 kilogrammes.* Les fibres, serrées les unes contre les autres, mais très distinctes, sont semblables à celles de la Truite, mais leur écorce ne comprend le plus souvent qu'une seule assise de fibrilles.

Fig. 5. — *Coupe transversale d'un fragment de la paroi compacte du ventricule du même Poisson.* Les fibres sont très serrées les unes contre les autres et très riches en fibrilles, ce qui fait qu'on ne peut les distinguer. Elles sont réunies par groupes, séparés les uns des autres par des cellules conjonctives rameuses. En certains points sont des lacunes artificielles (provenant de rétractions sous l'influence du fixateur). P, péricarde viscéral.

Fig. 6. — *Coupe longitudinale de travées musculaires anastomosées de la région spongieuse du ventricule de la Lotte* (Lota vulgaris). Les travées musculaires, volumineuses et anastomosées, renferment de nombreux noyaux ovalaires assez petits et sont riches en sarcoplasma. Les noyaux de l'endothélium endocardique qui les tapisse sont nombreux, très développés et saillants.

Fig. 7. — *Coupe transversale de travées musculaires anastomosées de la même région ventriculaire chez le même Poisson.* Les fibres ont des formes irrégulières et sont souvent peu distinctes. On voit par contre nettement que les fibrilles sont groupées en feuillets musculaires formés par une seule assise de ces fibrilles et dont les sections se présentent sous forme de lignes presque droites ou bien plus ou moins bizarrement contournées. On voit aussi que le sarcoplasma est relativement abondant par rapport à la masse des fibrilles.

PLANCHE XIV

Fig. 1. — *Coupe transversale de travées musculaires limitant la cavité ventriculaire très réduite de l'Ombre de rivière.* Les limites des fibres musculaires ne sont pas apparentes; cependant, leur sarcoplasma paraît peu abondant et les fibrilles, serrées les unes contre les autres, sont disposées en plusieurs rangées irrégulières. Les cellules conjonctives munies de fins prolongements entourent les travées d'une sorte de réseau lâche. — G, globules sanguins compris dans les espaces intertrabéculaires en communication avec la cavité ventriculaire; L, leucocyte.

Fig. 2. — *Coupe longitudinale d'une travée musculaire de la portion spongieuse de la paroi ventriculaire d'une Carpe.* Cette travée, de diamètre assez faible, est formée de fibrilles striées très serrées les unes contre les autres avec une faible quantité relative de sarcoplasma. Elle renferme un noyau ovalaire allongé. L'endocarde qui la tapisse est excessivement mince et il est muni de petits noyaux très aplatis.

Fig. 3. — *Coupe transversale d'une portion de travée musculaire de la même région ventriculaire chez le même Poisson.* Les fibres, d'un faible diamètre, sont restées en contact.

Fig. 4. — *Coupe longitudinale d'une travée musculaire de la région spongieuse chez le Trigle ou Rouget commun.* L'endocarde est plus apparent que dans celles de la Carpe.

Fig. 5. — *Coupe transversale d'une portion de travée chez le même Poisson.* Les fibres sont assez distinctes.

Fig. 6. — *Coupe transversale d'une portion de travée chez la Daurade.* Les fibres, d'un faible diamètre et comprenant le plus souvent une seule assise de fibrilles, sont très nettement séparées les unes des autres.

Fig. 7. — *Coupe transversale d'une portion de travée musculaire volumineuse chez le Goujon.* Les fibres, comprenant plusieurs assises de fibrilles serrées les unes contre les autres, ont des limites indistinctes.

Fig. 8. — *Coupe transversale de fibres de la région compacte du ventricule de la Tanche.* Cette région compacte est épaisse, mais en revanche les travées sont peu nombreuses. Les fibres, d'un assez fort diamètre, ont un sarcoplasma abondant et rétractile; leur écorce de fibrilles est très peu développée.

Fig. 9. — *Coupe transversale d'une travée musculaire chez l'Hippocampe.* Les limites des fibres n'apparaissent pas. Les fibrilles sont groupées en faisceaux de forme irrégulière.

Fig. 10. — *Coupe transversale de fibres de la région compacte du ventricule du Brochet.* Ces fibres sont analogues à celles de la Tanche, mais leur diamètre est plus faible et leur écorce de fibrilles plus développée.

Fig. 11. — *Coupe transversale d'une petite travée musculaire chez le même Poisson.* Les fibres ont un diamètre plus faible que celles de la région compacte.

Fig. 12. — *Coupe transversale d'une travée musculaire du ventricule de la Salamandre.* Les fibres, d'un diamètre assez considérable, ont un sarcoplasma abondant et une petite quantité de fibrilles.

PLANCHE XV

Coupes transversales de fibres cardiaques des Batraciens, des Reptiles et des Oiseaux.
(Fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique.)

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées à la chambre claire au niveau de la table de travail (obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie ; ocul. comp. 9). Elles ont été réduites de 1/4 pour la reproduction, ce qui les montre telles qu'on les observerait avec le même objectif et l'oculaire 2.

Fig. 1, 2 et 3. — *Fragments de travées musculaires du cœur du Protée, de l'Axolotl et de la Grenouille.*

Fig. 1 (Protée). — Les fibres, d'un fort diamètre, sont à peine distinctes. Leurs noyaux, ainsi que ceux des cellules endothéliales de l'endocarde, sont très volumineux.

Fig. 2 (Axolotl). — Les fibres ont à peu près les mêmes caractères que chez l'Axolotl. Les noyaux des fibres et des cellules de l'endocarde sont un peu moins volumineux, mais les fibrilles sont plus serrées les unes contre les autres.

Fig. 3 (Grenouille). — Les fibres, d'un faible diamètre, sont assez distinctes.

Fig. 4. — *Travée musculaire du cœur du Lézard gris des murailles.* Les fibrilles sont serrées les unes contre les autres et groupées en faisceaux. On ne peut reconnaître les limites des fibres qui constituent cette travée.

Fig. 5. — *Fragment d'une travée musculaire volumineuse du cœur de l'Orvet.* Les fibres se distinguent assez nettement les unes des autres. Elles sont constituées par une mince écorce de fibrilles ne comprenant en général qu'une seule assise entourant un axe sarcoplasmique développé.

Fig. 6. — *Faisceau de fibres musculaires de la région compacte de la paroi ventriculaire chez la Couleuvre vipérine.* Ce faisceau est entouré par une mince couche de tissu conjonctif et contient un capillaire. Il est formé par des fibres à section assez régulière, d'un faible diamètre, formées d'une colonnette sarcoplasmique revêtue d'une seule assise de fibrilles.

Fig. 7. — *Fragment d'une travée musculaire du ventricule de la Tortue grecque.* Les fibrilles, serrées les unes contre les autres, sont disposées à peu près comme chez le Lézard. Les fibres qu'elles forment, mal limitées, paraissent cependant avoir un diamètre plus considérable que chez ce dernier Reptile.

Fig. 8. — *Faisceaux de fibres de la région compacte de la paroi ventriculaire chez* Testudo tabulata (fixation dans l'alcool). Les fibres, d'un diamètre comparable à celui des fibres de certains Oiseaux, sont assez distinctes les unes des autres. Les fibrilles sont groupées un peu irrégulièrement en plusieurs assises à la périphérie de leur sarcoplasma.

Fig. 9. — *Portion d'un faisceau de fibres cardiaques de la région sous-péricardique du ventricule gauche chez un Crocodile de 8^{m},50 de long, tué au Soudan.* Les fibres ont un faible diamètre et ressemblent assez à celles de la Couleuvre vipérine. Leur diamètre est cependant un peu plus considérable et leur écorce contractile comprend parfois deux assises de fibrilles.

Fig. 10 à 17. — *Fibres cardiaques de divers Oiseaux.* Ces fibres ont la même constitution que celles de la Couleuvre vipérine, du Crocodile et de

Testudo tabulata, mais leur diamètre est légèrement supérieur. Les fibrilles entourant la colonne sarcoplasmique sont disposées sur une ou plusieurs rangées. Dans le dernier cas, elles sont généralement groupées en feuillets formés d'une seule assise qui, dans les coupes transversales, ont l'aspect de lignes radiales composées de points.

Fig. 10, Oie; fig. 11, Geai; fig. 12, Canard; fig. 13, Dinde; fig. 14, Martinet noir des murailles; fig. 15, Perruche de Madagascar; fig. 16, Poulet; fig. 17, Poule de trois ans.

PLANCHE XVI

Exécutée dans les mêmes conditions que la précédente.

Fig. 1 à 18. — *Coupes transversales de fibres cardiaques des Mammifères colorées à l'hématoxyline ferrique, montrant la disposition relative de la substance contractile et du sarcoplasma.*

Fig. 1, 2 et 3. — *Fibres cardiaques de la paroi du ventricule gauche chez un Cheval âgé de quinze ans.*

Fig. 1 et 2. — Fibres situées à une certaine distance de l'endocarde.

Fig. 3. — Portion d'une fibre située immédiatement sous l'endocarde très épais, au voisinage de nombreuses fibres de Purkinje. Dans les fibres 1, les fibrilles périphériques, très serrées les unes contre les autres, sont disposées en lames radiales dont quelques-unes restent simples, tandis que d'autres sont groupées par deux. Dans le premier cas, leurs coupes transversales donnent des files radiales de points noirs (sections des fibrilles) et dans le second, des plages rectangulaires plus ou moins allongées radialement et limitées par ces lignes de points noirs. Les fibrilles centrales, plus espacées, sont groupées en petites colonnettes creuses à section triangulaire, quadrangulaire ou arrondie. Un noyau de l'une des fibres est visible ainsi que les coupes de nombreux capillaires renfermant des globules sanguins et unis entre eux par de fines membranes de tissu conjonctif, appliquées contre la surface des fibres qu'elles séparent les unes des autres. Dans la fibre 2, les fibrilles sont presque toutes groupées en colonnettes musculaires creuses à section elliptique. La fibre 3 est très riche en sarcoplasma. Lors de la fixation, celui-ci s'est rétracté en une sorte de réseau délicat dans lequel se trouvent, surtout dans la région périphérique, des groupes de fibrilles peu nombreuses et disposées irrégulièrement. On observe d'ailleurs toutes les formes de transition entre ces fibres et celles précédemment décrites, ainsi qu'entre elles et les fibres de Purkinje. Les fibres 2 et 3 montrent les coupes transversales d'un capillaire et une cellule conjonctive rameuse.

Fig. 4, 5, 6, 7, 8 et 9. — *Fibres cardiaques de la partie périphérique d'un muscle papillaire du ventricule gauche.* Fig. 4 et 5, *Homme âgé de vingt-deux ans, mort d'une fièvre typhoïde*; fig. 6 et 7, *Mouton*; fig. 8 et 9, *Porc de seize mois.* Chez l'Homme (fig. 4 et 5), les fibrilles sont groupées soit en petites colonnettes creuses à section assez irrégulière, soit en lames qui ont une direction radiale à la périphérie de la fibre où elles sont plus serrées qu'au centre; quelques-unes enfin sont isolées. Les faisceaux de fibrilles sont séparés par un sarcoplasma assez abondant. Dans une fibre de faible diamètre (fig. 4), les fibrilles, disposées en lames radiales, laissent au centre une colonne sarcoplasmique très développée, disposition qui rappelle la phase embryonnaire de leur développement et qu'on retrouve

chez la plupart des Oiseaux adultes. Un noyau d'une fibre est visible ainsi que les coupes transversales de deux vaisseaux capillaires dont les parois sont entourées par de fines lames de tissu conjonctif émettant des prolongements qui entourent les fibres cardiaques.

Chez le Mouton (fig. 6 et 7), les fibrilles sont le plus souvent groupées en lames radiales planes ou flexueuses, quelquefois cependant en petites colonnettes creuses, mais il peut arriver aussi qu'elles soient disposées sans aucun ordre apparent.

Chez le Porc, la disposition des fibrilles rappelle assez celle que l'on observe chez l'Homme, mais celles-ci sont plus serrées les unes contre les autres et le sarcoplasma est moins abondant en général (fig. 8). Les fibrilles périphériques sont aussi un peu plus souvent et plus régulièrement disposées en lames radiales (fig. 9). On n'observe pas non plus de fibres à structure embryonnaire.

Fig. 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 et 18. — *Fibres cardiaques d'un cordage musculaire saillant de la paroi du ventricule gauche.* Fig. 10 et 11, *Vache de quinze ans;* fig. 12, *Chien de 60 kilogrammes, âgé de trois ans*; fig. 13 et 14, *Lapin* ; fig. 15, *Souris*; fig. 16, Didelphys lanigera *de Guyane;* fig. 17 et 18, Echidne hystrix (*cœur conservé dans l'alcool*).

Chez la Vache (fig. 10 et 11), les fibres sont le plus souvent volumineuses et leurs fibrilles, serrées les unes contre les autres, sont parfois groupées en étroits feuillets musculaires à leur périphérie.

Dans le centre des fibres, celles-ci sont groupées en faisceaux irréguliers assez développés (fig. 10) ou bien sont disposées irrégulièrement.

Chez le Lapin (fig. 13 et 14), les fibrilles, assez serrées les unes contre les autres, sont groupées en feuillets à direction radiale, autour d'un axe sarcoplasmique développé.

Chez la Souris (fig. 15), les fibrilles, très serrées les unes contre les autres, sont groupées en faisceaux à section irrégulière et souvent coalescents par leurs faces latérales.

Chez le *Didelphys lanigera* (fig. 16), les fibrilles sont groupées en feuillets ou en petites colonnettes creuses comme chez le Mouton. Le sarcoplasma est assez développé.

Chez l'Echidné (fig. 17 et 18), les fibres, d'un diamètre très faible, comprennent un axe sarcoplasmique développé autour duquel les fibrilles sont groupées irrégulièrement. Elles sont constituées comme celles des Chéloniens, des Crocodiliens et des Oiseaux. La pièce que j'ai eue à ma disposition, plus ou moins bien fixée par l'alcool, m'a permis seulement de distinguer les fibrilles par groupes (Voy. note complémentaire, p. 340 et fig. 6).

Fig. 19. — *Fragments de fibres cardiaques d'un muscle papillaire du ventricule gauche du Bœuf* (*fixation de la pièce encore chaude au sublimé acétique, coloration à l'hématoxyline au vanadium*), montrant nettement le sarcolemme et la cause de son absence apparente. Les teintes bleu foncé sont représentées en noir et les teintes rouge orangé brunâtre en gris plus ou moins foncé. — N, noyau d'une fibre cardiaque situé dans l'axe d'un fuseau de sarcoplasma granuleux (A); F, fente longitudinale comprise dans l'intérieur d'une fibre cardiaque dont les lèvres sont tapissées par deux sarcolemmes intermédiaires (S*i*) qui se fusionnent aux commissures de cette fente; C, capillaire situé dans une fente longitudinale entre deux fibres cardiaques et renfermant quelques globules sanguins. Dans

certaines régions, ses parois sont accolées au sarcolemme des fibres cardiaques qui le comprennent entre elles, tandis que dans d'autres il s'en est séparé. En E_1, la paroi du capillaire s'est séparée du sarcolemme qui reste adhérent au niveau des disques minces de la fibre. En E_2 et E_3, la paroi rétractée du capillaire a entraîné avec elle le sarcolemme qui s'est séparé des disques minces où il s'insérait; ces derniers font alors une légère saillie sur le contour apparent de la fibre. Partout ailleurs, les parois du capillaire et les sarcolemmes sont restés accolés. S, sarcolemme se détachant de la fibre pour s'accoler à la paroi du capillaire en traversant l'espace créé entre eux.

PLANCHE XVII

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES BANDES TRANSVERSALES SCALARIFORMES STRIÉES

Toutes les figures de cette planche ont été dessinées à la chambre claire de Malassez, au niveau de la table de travail (obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie ; ocul. comp. 12 pour toutes les figures, sauf 10, 11, 12 et 13 pour lesquelles on a employé l'ocul. comp. 9).

Fig. 1. — *Fragment d'une fibre cardiaque de l'Homme (d'après une préparation de* M. Heidenhain, *provenant d'un supplicié; fixation au sublimé acétique, coloration à l'hématoxyline ferrique*). Les fibrilles ont été fixées à l'état de relâchement ou repos. On voit une bande transversale en forme d'escalier à trois marches constituées par des bâtonnets colorés en noir bleuâtre intense et plongés dans une substance un peu moins foncée. Il y a discordance de la striation des faisceaux de fibrilles dans la région comprise entre les deux paliers extrêmes. Le sarcolemme-enveloppe ainsi que des sarcolemmes intermédiaires ont été figurés bien qu'ils soient en général peu visibles par cette méthode de coloration.

Fig. 2. — *Fragment d'une fibre cardiaque de l'Homme (d'après une préparation de* Hoche, *provenant d'un supplicié; fixation au sublimé acétique*). La préparation a été démontée, décolorée complètement, puis recolorée par l'auteur à l'hématoxyline ferrique. Les fibrilles ont été fixées en état de contraction légère (disques épais en forme de grains d'orge, disques minces légèrement rapprochés et paraissant un peu épaissis). Une bande transversale scalariforme très épaisse contient des bâtonnets présentant à leurs extrémités de très légers renflements aplatis sur ses deux faces limitantes. Les disques épais des éléments musculaires voisins de cette bande transversale scalariforme sont un peu moins colorés que les autres.

Fig. 3. — *Fragment d'une fibre cardiaque d'un vieux Mouton de huit ans. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique.* Les fibrilles ont été fixées en état de contraction assez notable (disques épais paraissant avoir presque disparu, disques minces rapprochés et paraissant très épaissis). La bande transversale scalariforme striée, exceptionnellement développée pour l'espèce animale, présente les mêmes caractères que celle de la figure précédente, quoique un peu moins nettement.

Fig. 4. — *Fragment d'une fibre cardiaque du cordage musculaire du ventricule droit chez un Mouton adulte. Fixation au repos et en extension par le liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine.* On voit une bande transversale scalariforme formée de deux pièces assez éloignées, très

peu épaisses et fortement colorées en noir. On y distingue cependant un léger fond rouge et des parties un peu plus foncées situées vis-à-vis des fibrilles. Les disques minces, le sarcolemme intermédiaire et un sarcolemme-enveloppe sont colorés en rouge vif et nettement visibles. La présence de la bande transversale scalariforme ne change pas l'ordonnance de la striation des faisceaux de fibrilles.

Fig. 5. — *Fragment de fibre cardiaque de la paroi du ventricule gauche chez un Mouton adulte. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique.* On voit une bande transversale d'une faible hauteur renfermant de courts bâtonnets très épais et tels qu'on les observe en général chez ces animaux.

Fig. 6 et 7. — *Fragments de fibres cardiaques de la paroi du ventricule gauche chez un Cheval de quinze ans. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique.*

Fig. 6. — Les fibrilles ont été fixées en contraction légère dans le segment supérieur et un peu plus forte dans le segment inférieur. Les bâtonnets sont légèrement renflés à leurs extrémités et plus colorés que dans leur partie moyenne. Les disques épais globuleux des éléments musculaires voisins de la bande transversale sont un peu moins colorés que les autres.

Fig. 7. — Le segment supérieur a été fixé en légère contraction, et le segment inférieur au repos. Les bâtonnets de la bande transversale sont renflés seulement vers le segment supérieur et plus colorés ; ils ont la forme de sortes de clous à tête. Les disques épais globuleux (en contraction légère) des éléments musculaires voisins de la bande transversale sont encore un peu moins colorés que les autres.

Fig. 8. — *Fragment d'une fibre cardiaque de la paroi du ventricule gauche chez un Coq âgé de quatre ans. Sublimé acétique, hématoxyline ferrique.* Les fibrilles ont été fixées en état de contraction presque complète. Une bande transversale scalariforme formée de pièces de hauteur variable, se laissant décomposer en bâtonnets, ne change pas, par sa présence, l'ordonnance de la striation des faisceaux de fibrilles, malgré la hauteur notable des pièces qui la constituent.

Fig. 9. — *Fragment d'une fibre cardiaque de la paroi du ventricule gauche chez un Martinet noir des murailles. Liquide de zenker, hématoxyline ferrique.* Les fibrilles ont encore ici été fixées en état de contraction presque complète. On voit une bande transversale très mince formée de deux pièces se distinguant à peine des séries transversales de disques minces et où la décomposition en bâtonnets est à peine visible.

Fig. 10. — *Fragment de fibre cardiaque d'un muscle papillaire du ventricule gauche chez un Homme adulte (d'après une préparation de* M. Heidenhain, *provenant d'un supplicié ; fixation au sublimé acétique, coloration à l'hématoxyline au vanadium).* Les fibrilles, colorées en rouge orangé, sont peu distinctes les unes des autres et ont la partie moyenne de leurs disques épais (disque ou strie de Hensen) légèrement plus colorée que le reste. Les disques minces, soudés en lignes transversales colorées en bleu-indigo foncé, donnent insertion, à leurs extrémités périphériques, aux arceaux du sarcolemme-enveloppe ayant la même teinte. Une bande transversale colorée en brun-sépia et où l'on ne distingue aucun bâtonnet, paraît limitée sur ses deux faces par des membranes présentant la même coloration que les disques minces. Le sarcolemme-enveloppe s'insère à leurs extrémités et ne forme pas de feston à son niveau. Les couleurs bleu foncé, brun-sépia et rouge orangé, ont été représentées respectivement en noir, brun et gris plus ou moins foncé.

Fig. 11, 12 et 13. — *Fragments de fibres cardiaques en voie de dissociation segmentaire, chez un Homme de vingt-deux ans, mort d'une fièvre typhoïde et ayant présenté des symptômes de myocardite aiguë. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique.*

Fig. 11. — Le segment supérieur a été fixé en contraction complète (élargissement de ce segment, disparition apparente totale des disques épais, disques minces rapprochés et paraissant épaissis). Le segment inférieur a été fixé en état de demi-contraction (disques épais globuleux). La bande transversale qui unit ces deux segments est très épaissie; elle est constituée par de minces filaments renflés à leur extrémité inférieure, tandis que leur extrémité supérieure est au contraire effilée et en contact avec une série transversale d'éléments musculaires dégénérés (disparition de la coloration). La série suivante est à peu près intacte à droite et en partie dégénérée à gauche (disparition partielle des disques minces paraissant épaissis en raison de l'état de contraction).

Fig. 12. — Les segments supérieur et inférieur du fragment ont été fixés en état de contraction presque complète. Les extrémités droite et gauche de la bande transversale très épaissie qui les unit sont formées de minces filaments allongés et renflés à leurs extrémités, rappelant ceux que Przewoski a décrits dans les cœurs humains atteints d'œdème cardiaque. Sa région moyenne, où les filaments sont encore assez visibles, est en contact à sa partie supérieure avec une série transversale d'éléments musculaires dégénérés et où les renflements des filaments ont disparu tandis qu'ils ont persisté à la partie inférieure.

Fig. 13. — Les deux segments de la fibre cardiaque, fixés en état de contraction complète, sont unis par une région légèrement étranglée, comprenant une bande transversale très épaissie, formée de filaments non renflés à leurs extrémités et de deux séries transversales d'éléments musculaires complètement dégénérés et en contact chacun avec une autre série presque complètement dégénérée à droite.

Fig. 14, 15, 16, 17 et 18. — *Fragments de fibres cardiaques de la paroi du ventricule gauche chez de jeunes Mammifères. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique-éosine.*

Fig. 14 et 15. — *Porc de cinq mois.* Les bandes transversales ont une faible hauteur et sont colorées en rouge vif, avec ou sans stries grises situées vis-à-vis des fibrilles. Les demi-disques épais voisins des bandes sont un peu moins colorés que les autres.

Fig. 16. — *Mouton de cinq mois.* Le segment supérieur est fixé au repos et l'inférieur en contraction. La bande transversale a le même aspect que précédemment.

Fig. 17 et 18. — *Veau de six semaines.* Les bandes transversales ont déjà acquis leur structure définitive, mais elles sont peu nombreuses et notablement moins hautes que celles du Bœuf adulte où elles atteignent la même hauteur que chez le Cheval (Voy. fig. 6 et 7).

PLANCHE XVIII

Fig. 1. — *Schéma de la constitution des fibrilles fixées à l'état de repos.* Ce schéma n'est que l'agrandissement de dessins exécutés à la chambre claire à un très fort grossissement. — *a*, coloration à l'hématoxyline ferrique suivie d'une différenciation moyenne; *b*, coloration à l'hématoxyline ferrique suivie d'une plus forte différenciation et d'une seconde

coloration à l'éosine. Pour la signification des lettres, consulter le tableau de la page 306.

Fig. 2. — *Deux faisceaux de trois fibrilles observés à un très fort grossissement (obj. 1/18 imm. hom.* Stiassnie; *ocul. comp. 12). a*, coloration à l'hématoxyline ferrique; *b*, coloration à l'hématoxyline au chlorure de vanadium de Wolters. Les teintes bleu violacé des disques minces et des disques épais terminaux ont été représentées en gris plus ou moins foncé, et la teinte bleu violacé très foncé des disques de Hensen a été représentée en noir.

On voit que les disques minces s'étendent entre les fibrilles qu'ils unissent entre elles dans le sens transversal et que les disques épais présentent des colorations inverses dans les deux cas. Les disques de Hensen, très fortement colorés dans la figure 6, ne s'étendent pas entre les fibrilles et n'ont pas la même valeur que les disques minces qui sont moins épais et moins foncés.

Fig. 3. — *Fibre cardiaque de la paroi du ventricule gauche du Cheval observée à la lumière polarisée (obj. 1/18 imm. hom.; ocul. 1, tube levé).* Le segment inférieur, fixé au repos, se présente sous forme de rectangles brillants représentant les disques épais anisotropes des fibrilles, très régulièrement disposés en séries transversales et en files longitudinales. Les bandes noires qui les séparent longitudinalement et transversalement, représentent respectivement les espaces interfibrillaires et les disques minces flanqués de bandes claires, toutes formations qui sont isotropes. Le segment supérieur, fixé en contraction, a le même aspect général, mais la hauteur des rectangles brillants a diminué, tandis que leur largeur a légèrement augmenté.

Ces deux segments sont séparés par une large bande noire constituée par une bande transversale et les deux bandes claires adjacentes, les quelles sont toutes isotropes.

Fig. 4. — *Fragment d'une fibre cardiaque dont les fibrilles sont très éloignées les unes des autres, chez un jeune Porc de cinq mois. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique-éosine.* Les fibrilles, isolées ou groupées par deux, ont leurs disques épais placés au centre des mailles rectangulaires d'un réseau délicat coloré en rouge vif et constitué par les disques minces d'épaisseur appréciable et de plus fines lignes longitudinales interfibrillaires. Cette disposition est visible seulement quand les fibrilles sont très espacées; lorsqu'elles sont plus rapprochées, les fines lignes longitudinales ne s'observent qu'entre des faisceaux de fibrilles plus ou moins volumineux. A la périphérie de la fibre, on voit le sarcolemme auquel des débris de tissu conjonctif interfasciculaire sont restés adhérents. Obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie; ocul. comp. 12, chambre claire.

Fig. 5. — *Schéma du développement d'une fibrille.*

a. 1er *stade :* La fibrille est formée par un filament très fin paraissant uniformément coloré en rouge par l'éosine.

b. 2e *stade :* Dans l'intérieur du filament, apparaissent de très fines granulations régulièrement espacées et colorées soit en rouge, soit en noir suivant que la différenciation de la laque ferrique a été poussée plus ou moins loin.

c. 3e *stade :* Les granulations, un peu plus grosses, sont disposées par groupes de deux qui proviennent vraisemblablement de la division de granulations mères.

d. 4e *stade :* Les groupes de deux granulations ont constitué des

disques épais entre lesquels n'existent pas encore de disques minces.

e. 5e *stade :* Les disques minces ont apparu entre les disques épais et la fibrille a sa constitution définitive.

Nota. — Tous ces stades ont été figurés d'après des dessins à la chambre claire de fibrilles observées chez l'embryon de Mouton de 20 millimètres. Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique-éosine. Obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie; ocul. comp. 9.

Fig. 6. — *Extrémités de fibrilles de l'embryon de Mouton de 20 millimètres.* On voit, à une série régulièrement alternante de disques épais et de disques minces, succéder des disques épais et enfin des granulations dont la grosseur va en diminuant progressivement. Mêmes fixation, coloration et grossissement que pour la figure précédente.

Fig. 7. — *Noyau d'une fibre cardiaque de l'embryon de Mouton de 20 millimètres, en voie de division par caryocinèse.* Hématoxyline ferrique, même grossissement que pour la figure précédente.

Fig. 8. — *Coupe transversale de la paroi du cœur d'un embryon d'Orvet* (Anguis fragilis) *de 3 millimètres de long.* Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique-éosine. Obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie; ocul. 2. Dessin exécuté à la chambre claire au niveau de la table de travail. Le myocarde (M) est formé par une masse protoplasmique très finement granuleuse renfermant de nombreux noyaux sphériques (N) assez volumineux, munis d'une ou deux grosses granulations chromatiques. Aucune limite cellulaire n'est visible, de sorte que le myocarde, formé de myoblastes à protoplasmas intimement fusionnés, est un véritable *syncytium* ou mieux un *plasmodium*, car il est très problable que les myoblastes ont eu, dès le début, leurs protoplasmas complètement fusionnés. On ne distingue aucune fibrille dans ce myocarde qui pourtant se contractait nettement d'une façon rythmique, au moment de la fixation. L'endocarde (E), réduit à une assise de cellules endothéliales à noyaux volumineux (*n*), est détaché du myocarde. Au-dessous de l'endocarde sont des globules sanguins (G) à noyaux très volumineux entourés d'une mince couche de protoplasma très finement granuleux. Le noyau de l'un de ces globules (G*m*) est en voie de division par mitose.

Fig. 9. — *Coupe transversale de la même région chez un embryon du même Reptile un peu plus âgé (longueur : 3mm,5).* Même mode de préparation et même grossissement que pour la figure précédente. Le myocarde, auquel l'endocarde est resté adhérent, est encore un syncytium ou un plasmodium, mais on y observe quelques fibrilles embryonnaires (*f*), formées d'une file de fines granulations noires, qui s'étendent sur plusieurs territoires cellulaires.

Fig. 10. — *Coupe transversale de la paroi du cœur de l'embryon de Truite de 9 millimètres, non encore sorti de l'œuf.* Liquide de Zenker, hématoxyline ferrique; même grossissement que pour la figure précédente.

Le myocarde, duquel l'endocarde s'est détaché, est constitué comme celui des embryons précédents. Les fibrilles (*f*), peu nombreuses et très longues, s'étendent sans aucune interruption sur plusieurs territoires cellulaires. Elles ont acquis leur structure définitive, bien que très souvent leurs disques minces ne soient pas visibles (ils n'ont pas été représentés).

Fig. 11. — *Coupe tangentielle de la paroi du cœur du même embryon.* Coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine. Les myoblastes ont leurs protoplasmas complètement fusionnés et aucune limite de territoires cel-

lulaires n'apparaît. Les fibrilles, continues sur plusieurs territoires cellulaires, ont acquis leur structure définitive, bien que souvent leurs disques minces ne soient pas visibles (ils n'ont pas été représentés). La striation de quelques fibrilles ayant une direction différente et situées dans un autre plan n'a pas été représentée.

PLANCHE XIX

DÉVELOPPEMENT DES FIBRES CARDIAQUES CHEZ L'EMBRYON DE MOUTON

Toutes les figures de cette planche proviennent d'embryons de Mouton dont les cœurs ont été fixés au liquide de Zenker et les coupes colorées à l'hématoxyline ferrique (obj. 1/18 imm. hom. Stiassnie; ocul. 2, chambre claire de Malassez).

Fig. 1. — *Coupe de la paroi compacte du ventricule gauche de l'embryon de 9 millimètres.* Le sarcoplasma rétractile et très finement granuleux forme un réseau à larges mailles dans lequel on voit des noyaux ovalaires volumineux dont l'un est en mitose et des fibrilles striées peu nombreuses à différents états de développement. Les unes sont parallèles à la coupe, tandis que les autres y sont perpendiculaires et se présentent sous forme de points très espacés. Les limites des fibres embryonnaires sont encore mal indiquées.

Fig. 2 à 8. — *Coupes de la même région, perpendiculaires à la direction des fibrilles chez différents embryons.*

Fig. 2. — *Embryon de 20 millimètres.* Les fibrilles striées sont plus serrées les unes contre les autres et plus régulièrement orientées. Elles forment des lames qui, en s'entre-croisant, délimitent des loges prismatiques dans l'intérieur desquelles sont situés des noyaux volumineux. Le sarcoplasma, très rétractile, qui y était contenu, s'est condensé autour des lames fibrillaires, tandis que les noyaux sont restés en place. Ces loges prismatiques, limitées par les lames fibrillaires, constituent les fibres cardiaques embryonnaires déjà bien distinctes, mais dont les très minces écorces de fibrilles sont unies assez intimement pour qu'elles ne se séparent pas les unes des autres, lors de la fixation comme cela arrive chez les embryons beaucoup plus âgés.

Fig. 3. — *Embryon de 80 millimètres.* Les fibres ont le même aspect que chez l'embryon de 20 millimètres, mais les écorces mitoyennes de fibrilles sont quelquefois un peu plus marquées. Les capillaires sont déjà assez nombreux; l'un d'eux, dont les parois n'étaient pas visibles, a été représenté.

Fig. 4. — *Embryon de 250 millimètres.* La surface de section des fibres a diminué, leurs écorces mitoyennes de fibrilles ont par contre augmenté d'épaisseur.

Fig. 5. — *Embryon de 300 millimètres.* Les écorces mitoyennes de fibrilles ont encore augmenté légèrement d'épaisseur pendant que la surface de section des fibres a encore un peu diminué.

Fig. 6. — *Embryon de 450 millimètres.* Les fibres sont déjà individualisées avec une écorce formée d'une ou deux assises de fibrilles. Un capillaire et trois cellules conjonctives sont visibles.

Fig. 7 et 8. — *Embryon de 550 millimètres* (près de naître). Les fibres

sont encore nettement individualisées, leur écorce comprend assez souvent deux assises de fibrilles. Au voisinage de l'endocarde (fig. 8), les fibres sont plus serrées que dans les couches sous-jacentes de la paroi (fig. 7).

Fig. 9. — *Embryon de Mouton de 9 millimètres.* Coupe longitudinale de la portion centrale d'une des nombreuses travées musculaires qui cloisonnent le ventricule gauche. Elle est formée de cellules fusionnées à noyaux ovalaires volumineux dont l'un est en mitose. Les fibrilles, absolument continues et à divers états de développement, sont orientées parallèlement les unes aux autres et à l'axe de la travée. Elles sont plus serrées que dans les parties compactes du myocarde.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION 191

CHAPITRE PREMIER. — **Historique** 195
I. Constitution des fibres cardiaques 195
II. Développement des fibres cardiaques 222

CHAPITRE II. — **Technique** 233
I. Objets d'étude 233
II. Fixation 235
III. Inclusion 236
IV. Coupes et colorations 237

CHAPITRE III. — **Constitution et structure des fibres cardiaques** 240
I. Description générale et constitution 240
Vertébrés inférieurs 240
Vertébrés supérieurs 250
II. Structure 254
Vertébrés inférieurs 254
Vertébrés supérieurs 258
1. Protoplasma 259
2. Substance contractile 260
3. Noyaux 263
4. Sarcolemme 264
III. Comparaison entre les fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs et celles des Vertébrés inférieurs 267
IV. Données numériques 270
V. Note sur les fibres de Purkinje 275

CHAPITRE IV. — **Bandes transversales scalariformes striées** 276
I. Description générale 277
II. Répartition chez les différentes classes de Vertébrés 281
III. Répartition dans le cœur des Mammifères et des Oiseaux 282
IV. Structure 283
V. Modifications des bandes transversales scalariformes striées précédant la dissociation segmentaire des fibres cardiaques 286
VI. Développement 289
VII. Signification et rôle probables 291

CHAPITRE V. — **Structure des fibrilles** 304

Pages.

CHAPITRE VI. — **Développement des fibres cardiaques** 316

I. Généralités 316

II. Comparaison entre les fibres de différents embryons de Mouton et celles des Vertébrés inférieurs 326

III. Développement des fibrilles 327

IV. Résumé 332

CONCLUSIONS PRINCIPALES 334

NOTE COMPLÉMENTAIRE 340

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 342

EXPLICATION DES PLANCHES 348

LES
ARCS BRANCHIAUX DE QUELQUES MURÆNIDÆ

PAR

Dr CANNA M.-L. POPTA.

Il est intéressant de savoir si les caractères d'un arc branchial d'une espèce de poisson sont typiques pour cette espèce. Le fait que les arcs branchiaux que j'ai pu examiner jusqu'ici, montrent d'une façon frappante des caractères spéciaux pour chaque espèce, m'a engagé à chercher plus loin. J'ai renversé la question et je me suis demandé s'il était possible de trouver deux arcs branchiaux tout à fait *semblables* pour deux espèces *différentes* de poissons.

J'ai pensé, que cela pourrait arriver pour des arcs branchiaux simples, lesquels possèdent peu de caractères pour se différencier, et je me suis attachée à l'étude des arcs branchiaux des *Murænidæ*. Comme nous le savons, leur squelette montre une simplicité qui s'exprime aussi dans leurs arcs branchiaux, lesquels sont privés d'appendices. Malgré ce manque d'appendices les nombreuses espèces de cette grande famille ont-elles encore des caractères distinctifs pour leurs arcs branchiaux?

Je n'ai pu me procurer ces arcs que pour une vingtaine d'espèces de cette famille, et je me propose de rapporter ce qu'ils apprennent sur la question.

Descriptions.

Anguilla vulgaris, Flemm.

Méditerranée. Cantraine. n° 3651.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 13 millimètres (1).

Gr. d. ph. i., une paire, long de 9 millimètres, large de 2 millimètres, au commencement pointu, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi, peu divergent.

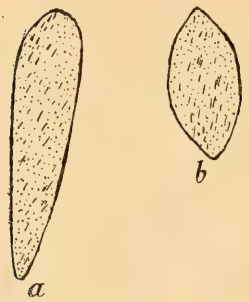


Fig. 1. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 5 millimètres, large de 2mm,5, ovale.

Les dents pharyngiennes très fines et très petites, la plupart usées ou tombées.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence après la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs de la même longueur, celui du cinquième arc un peu plus court, la base de ces os pas ou peu élargie. Les épibranchiaux et les hypobranchiaux ne sont pas libres.

Anguilla mauritiana, Benn. (*Muræna maculata*, H. B.).

Indes Orientales. Coll. Bleeker, n° 5188.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 15 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 11 millimètres, large de

(1) c. b. = cératobranchial, gr. = groupes, d. = dents, ph. = pharyngiennes, i. = inférieurs, s. = supérieurs.

$3^{mm},5$, au commencement pointu, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi, divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 7 millimètres, large de 4 millimètres, ovale.

Les dents pharyngiennes fines et petites, en grand nombre, pas usées ou tombées.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence environ à la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des cinq arcs environ de la même longueur, la base de ces os élargie.

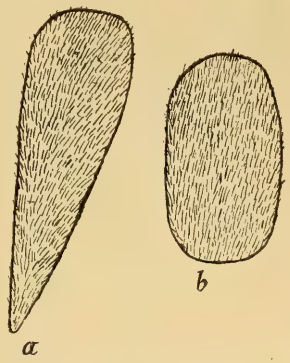


Fig. 2. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les épibranchiaux et les hypobranchiaux ne sont pas libres. Au 1er arc ils sont environ 2/5 de la longueur du cératobranchial.

Anguilla sidat, Blkr. (*Muræna sidat*, Blkr.).

Indes Orientales. Coll. Bleeker, n° 7153.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 14 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 10 millimètres, large de $2^{mm},5$, au commencement pointu, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi, divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 6 millimètres, large de 3 millimètres, ovale.

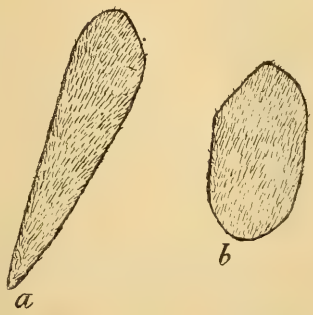


Fig. 3. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les dents pharyngiennes fines et petites, en grand nombre, pas usées ou tombées.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus court que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs environ de la même longueur, celui du cinquième arc un bon bout plus court, la base de ces os pas élargie.

Les épibranchiaux et les hypobranchiaux ne sont pas libres. Au 1er arc ils sont environ 2/5 de la longueur du cératobranchial.

Conger marginatus, Val. (*Conger Noordzieki*, Blkr.).

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7155.

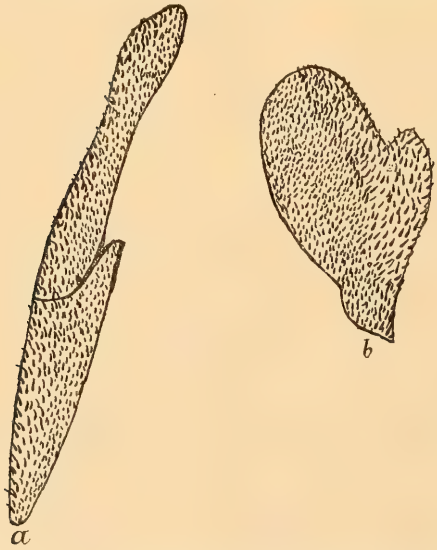


Fig. 4. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, excepté aux hypobranchiaux des 1er et 2e arcs, côté intérieur, où se trouve au milieu un appendice court, sans dents, pointu, placé avec la base large contre l'arc. C. b. 1er arc 19 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 18 millimètres, large de 2mm,5, après la moitié se rétrécissant à 1mm,25 et vers la fin de nouveau s'élargissant à 1mm,75, le commencement arrondi pointu, la fin arrondie pointue. Il semble que les groupes consistent chacun en deux plaques de dents, dont la posté-

rieure est plus étroite et commence dans une entaille à la fin du côté intérieur de la plaque antérieure.

Les groupes sont un peu courbés et très divergents.

Gr. d. ph. s., une paire, long de $9^{mm},5$, large de $5^{mm},5$, oblique piriforme avec deux entailles, l'une antérieure extérieure, l'autre postérieure intérieure.

Les dents pharyngiennes sont petites, aux côtés extérieurs des groupes encore plus petites qu'aux côtés intérieurs.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des trois premiers arcs de la même longueur, le cératobranchial du 4e arc plus long, plus fort, élargi vers la fin, celui du 5e arc est un peu plus long que le cératobranchial des premiers arcs, mais moins long que celui du 4e arc.

Les hypobr. et les épibr. sont pour la plus grande partie libres. La longueur de l'hypobr. du 1er arc est les trois huitièmes du cératobr. La longueur de l'épibr. du 1er arc est les quatre septièmes de la longueur du cératobr. du 1er arc, il s'élargit postérieur et finit en deux pointes, dont l'une est beaucoup plus haute que l'autre.

Conger vulgaris, Cuv.

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7157.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, excepté aux hypobranchiaux des 1er et 2e arcs, côté intérieur, où se trouve au milieu un appendice court, sans dents, pointu, placé avec la base large contre l'arc. C. b. 1er arc, $11^{mm},5$.

Gr. d. ph. i., une paire, long de $9^{mm},5$, large de $1^{mm},5$, au commencement arrondi, à la fin pointu, peu divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de $6^{mm},5$, large de $3^{mm},5$, oblique piriforme, pas d'entailles, seulement une très légère courbure postérieure intérieure.

Les dents pharyngiennes petites, aux côtés extérieurs des groupes encore plus petites qu'aux côtés intérieurs.

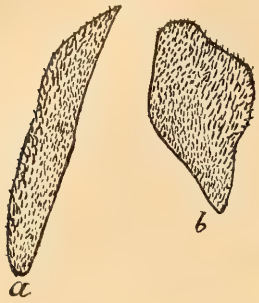


Fig. 5. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des trois premiers arcs de la même longueur, le cératobranchial du 4e arc plus long, peu plus fort, pas notamment élargi vers la fin, celui du 5e arc très peu plus long que ceux des trois premiers arcs et moins long que celui du 4e arc.

Les hypobranchiaux et les épibranchiaux sont pour la plus grande partie libres. La longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les trois septièmes de la longueur du cératobranchial. La longueur de l'épibranchial du 1er arc est les quatre septièmes de la longueur du cératobranchial, il s'élargit postérieur et finit en deux pointes, dont l'une est plus haute que l'autre.

Congromuræna anago, Schleg. (*Ophisoma anago*, Blkr.).

Japon. Coll. Bleeker, n° 7159.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 10mm,5.

Gr. d. ph. i,, une paire, long de 5 millimètres, large de 1mm,75, d'une forme de spatule, antérieur pointu, en s'élargissant, postérieur arrondi, peu divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 5 millimètres, large de 2 millimètres, au commencement arrondi, vers la fin devenant plus étroit, à la fin pointu arrondi.

Les dents pharyngiennes pointues, claires.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la

moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc a à la fin la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux du 1er et du 4e arc ont la même longueur, les cératobranchiaux du 2e et du 3e arc sont un peu plus courts, celui du 5e arc est beaucoup plus court.

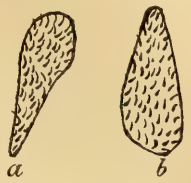


Fig. 6. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les hypobr. et les épibr. sont partiellement libres. La longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les deux septièmes de la longueur du cératobranchial. La longueur de l'épibranchial du 1er arc est 1/2 de la longueur du cératobranchial du 1er arc, il ne s'élargit pas.

Murænesox talabon, Cuv.

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7161.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, excepté aux hypobranchiaux des 1er et 2e arcs, côté intérieur, où se trouve au milieu un appendice court, sans dents, pointu, placé avec la base large contre l'arc. C. b. 1er arc, 14 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 12 millimètres, large de 2 millimètres, partout de la même largeur, excepté au milieu, où une petite partie est très peu rétrécie. Le commencement et la fin arrondis. Les groupes divergents.

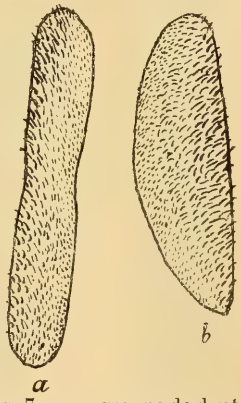


Fig. 7. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 10 millimètres, large de 3mm,25, sa forme est la moitié longue d'une ovale.

Les dents pharyngiennes petites, de différente grandeur, aux côtés extérieurs encore plus petites qu'aux côtés intérieurs des groupes.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des deux premiers arcs ont la même longueur, ceux du 3e et 4e arc sont un peu plus longs, celui du 5e arc est plus court.

Les hypobranchiaux et les épibranchiaux sont pour la plus grande partie libres, la longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les trois septièmes de la longueur du cératobranchial, la longueur de l'épibranchial du 1er arc est les onze quatorzièmes de la longueur du cératobranchial, il ne s'élargit pas.

Muræsox cinereus, Forsk. (*Muræsox bagio*, Peters).

Archipel Indien, Coll. Bleeker, n° 7163.

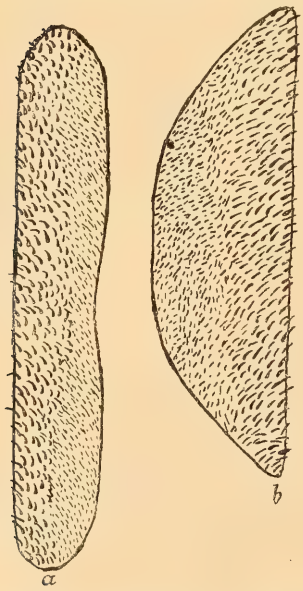


Fig. 8. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, excepté aux hypobranchiaux des 1er et 2e arcs, côté intérieur, où se trouve au milieu un appendice court, sans dents, pointu, placé avec la base large contre l'arc. C. b. 1er arc 22 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 18 millimètres, large de 3 millimètres, partout de la même longueur, excepté au milieu, où une petite partie est très peu rétrécie, à cause d'une petite courbure de la ligne extérieure. Les fins sont arrondies, les groupes sont divergents.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 15mm,5, large de 4mm,75. Sa

forme est la moitié longue d'une ovale, avec le côté droit intérieur et le côté courbé extérieur.

Les dents pharyngiennes petites, de différente grandeur, aux côtés extérieurs des groupes encore plus petites qu'aux côtés intérieurs.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc est plus court que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des deux premiers arcs ont la même longueur, ceux des 3e et 4e arcs sont un peu plus longs, celui du 5e arc est plus court.

Les hypobranchiaux et les épibranchiaux sont pour la plus grande partie libres.

La longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les trois septièmes de la longueur du cératobranchial; la longueur de l'épibranchial du 1er arc est les onze quatorzièmes de la longueur du cératobranchial. Il ne s'élargit pas.

Murænichthys gymnopterus, Blkr.

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7165.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 2 millimètres.

Gr. d. ph, i, une paire, long de 2 millimètres, large de 0mm,75, au commencement rond pointu, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi, pas divergent.

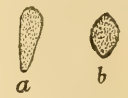


Fig. 9.—*a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 1mm,5, large de 1 millimètre, ovale.

Les dents pharyngiennes petites.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs est petite et se trouve justement après les groupes de dents phar. inférieures.

Le cératobranchial du 4e arc beaucoup plus long que ceux des trois premiers arcs, lesquels se suivent un peu en longueur.

La longueur de l'épibranchial du 1er arc est la moitié de la longueur du cératobranchial.

Liuranus semicinctus, Benn. (*Leiuranus Lacepedii*, Blkr.).

Cet individu a la queue plus longue que le corps et la bouche dépasse l'œil.

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7122.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 1mm,25.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 2mm,5, large d'un quart de millimètre, d'une forme longue, partout de la même largeur, divergent.

Fig. 10. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 1mm,5, large d'un tiers de millimètre, au commencement pointu, en s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi.

Les dents pharyngiennes petites.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence après les trois quarts des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des deux premiers arcs ont la même longueur, ceux des 3e et 4e arcs sont un peu plus longs, celui du 5e arc est le plus long.

La longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les quatre cinquièmes de la longueur du cératobranchial et la longueur de l'épibranchial en est les trois cinquièmes.

Ophichthys polyophthalmus, Blkr. (*Sphagebranchus polyophthalmus*, Kp.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7175.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 1mm,5.

Gr. d. ph. i., une paire, long de $1^{mm},5$, large de trois huitièmes de millimètre, au commencement rond pointu, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondi, long, divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de $1^{mm},25$, large d'un demi-millimètre, ovale.

Les dents pharyngiennes petites.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs est petite et se trouve justement après les groupes de dents phar. inférieures.

Fig. 11. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Le cératobranchial du 4e arc un peu plus long que ceux des trois premiers arcs.

La longueur de l'épibranchial est environ la moitié de la longueur du cératobranchial.

Ophichthys boro, H. B. (*Pisoodontus boro*, Kp.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7177.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 12 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de $8^{mm},5$, large de $2^{mm},5$, ovale, au commencement et à la fin arrondi, peu divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 5 millimètres, large de $2^{mm},5$, ovale, antérieur se trouve un pédicule rude.

Les dents phar. petites, courtes et un peu grosses.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence après les trois quarts du groupe de dents pharyngiennes inférieures.

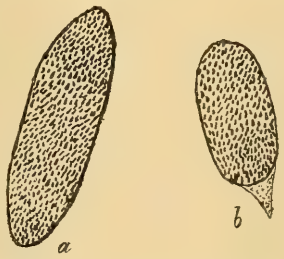


Fig. 12. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

L'os du 5e arc est très peu plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des trois premiers arcs ont la même

longueur, celui du 4e arc est très peu plus long, celui du 5e arc est plus court.

Les hypobr. ne sont pas libres, les épibranchiaux ne sont qu'une petite partie libres ; l'hypobranchial du 1er arc est le tiers de la longueur du cératobranchial et la longueur de l'épibranchial en est presque la moitié.

Ophichthys colubrinus, Bodd. (*Ophisurus fasciatus*, Lac.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 5185.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 2mm,75.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 2mm,75, large de 1mm,25, au commencement plus étroit qu'à la fin, le commencement pointu arrondi, la fin arrondie, peu divergent.

Fig. 13. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 2mm,25, large de 1mm,25, au commencement plus étroit qu'à la fin, antérieur se trouve un pédicule rude.

Les dents phar. petites, courtes et un peu grosses.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence après les deux tiers du groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Le cératobranchial du 2e arc est très peu plus long que celui du 1er arc, celui du 3e arc est très peu plus long que celui du 2e arc, et celui du 4e arc est le plus long.

Les hypobranchiaux ne sont pas libres, les épibranchiaux ne sont qu'une petite partie libres ; la longueur de l'hypobranchial du 1er arc est les dix onzièmes de la longueur du cératobranchial.

Moringua raitaborua, Cant.

Bengala. Coll. Bleeker, n° 7181.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, C. b. 1er arc 2mm,75.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 3 millimètres, large de trois quarts de millimètre, au commencement pointu, s'élargissant un peu vers la fin, à la fin arrondi, divergent.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 2 millimètres, large de trois quarts de millimètre, ovale.

Les dents pharyngiennes très petites, partiellement usées ou tombées.

Fig. 14. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence après les deux tiers des groupes de dents phar. inf. L'ouverture est petite.

L'os du 5e arc plus long que son groupe de dents phar. inf.

Les cératobranchiaux deviennent plus longs sur les arcs suivants, ainsi que celui du 4e arc est le plus long.

Les hypobranchiaux ne sont pas libres, les épibranchiaux sont partiellement libres ; l'hypobranchial du 1er arc a la même longueur que le cératobranchial et l'épibranchial a les trois quarts de la longueur du cératobranchial.

Moringua abbreviata, Blkr. (*Aphthalmichthys abbreviatus*, Blkr.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7183.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux, C. b. 1er arc 2 millimètres.

Gr. d. ph. i. (caduque).

Gr. d. ph. s., une paire, long de 1 millimètre, large d'un demi-millimètre, ovale.

Les dents pharyngiennes très petites.

Fig. 15. — *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les cératobranchiaux des trois premiers arcs sont de la même longueur, celui du 4e arc est plus long. Seulement les cératobranchiaux sont libres.

L'hypobranchial du 1er arc a la même longueur que le cératobranchial et l'épibranchial a les trois quarts de la longueur du cératobranchial.

Muræna fimbriata, Benn. (*Gymnothorax isingleenoides*, Blkr.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7191.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 9 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 8 millimètres, large de trois quarts de millimètre, divergent. Les groupes d'une forme longue. Le commencement des groupes pas éloigné. Les groupes commencent antérieur du commencement du cératobranchial du 3e arc. La fin des groupes est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 2e et le 3e arc branchial. Les dents sont situées en deux rangées alternantes.

Fig. 16. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 5 millimètres, large d'un demi-millimètre. Leur commencement est plus près de la série d'ouvertures branchiales internes que leur fin, ainsi ils ne sont pas tout à fait parallèles à cette série. La fin des groupes est à la même ligne que la fin des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

Les dents phar. sont bien développées, coniques, courbées, pointues, les dents antérieures un peu plus fortes que les dents supérieures.

Les ouvertures entre les différents arcs petites, situées à peu de distance de la fin des cératobranchiaux.

L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents phar. inf., postérieur devenant moins profond, la fin un peu pointue.

Les cératobranchiaux des 2e et 3e arcs de la même longueur, plus longue que le cératobranchial du 1er arc, celui du 4e arc est le plus court et celui du 5e arc est plus long que le cératobranchial du 4e arc, mais moins long que

celui du 1er arc. Le cératobranchial du 4e arc commence aux deux tiers du groupe de dents phar. inférieures.

Les basibr. et les hypobr. manquent, l'épibr. du 4e arc finit contre le milieu du groupe de dents phar. supérieures.

Muræna undulata, Lacep. (*Gymnothorax cancellatus*, Blkr.)

Cet individu a plus de canines dans la mâchoire supérieure que dans la mâchoire inférieure; le dessin de M. Bleeker exprime le même rapport.

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7193.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 20 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 17 millimètres, large de 1 millimètre, très divergent. Les groupes d'une forme longue, le commencement des groupes éloigné. Les groupes commencent antérieur du commencement du cératobranchial du 3e arc. La fin des groupes est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 2e et le 3e arc branchial. Les dents sont situées en deux rangées alternantes, au-dessus du cératobranchial du 5e arc.

Fig. 17. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 11mm,5, large de trois quarts de millimètre, parallèle à la série d'ouvertures branchiales internes. La fin des groupes un peu postérieure que la fin des groupes de dents phar. inférieures.

Les dents pharyngiennes bien développées, coniques, courbées, pointues.

Les ouvertures entre les différents arcs sont petites,

situées à quelque distance de la fin des cératobranchiaux. L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents phar. inférieures, postérieur devenant moins profond.

Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs environ de la même longueur, mais celui du 4e arc est plus fort que les autres et commence après la moitié des groupes de dents pharyngiennes inférieures. Le cératobranchial du 5e arc est plus court que les autres.

Dans l'état préparé, quand l'apparat branchial est ouvert, la partie postérieure du cératobranchial 5e arc est située à côté du commencement du cératobr. 4e arc, le cératobr. 5e arc n'est pas visible, les groupes de dents pharyngiennes inférieures se trouvent au-dessus de cet os.

Les basibr. et les hypobr. manquent; l'épibr. du 4e arc finit à la même ligne que le milieu des groupes de dents pharyngiennes supérieures.

Muræna thyrsoidea, Rich. (*Gymnothorax prosopeion*, Blkr.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7195.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 7 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 6 millimètres, large de un demi-millimètre, peu divergent. Les groupes d'une forme longue, au commencement pas éloigné. Les groupes commencent antérieur du commencement du cératobranchial du 3e arc. La fin des groupes est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 2e et le 3e arc branchial. Les dents sont situées en deux rangées alternantes.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 4mm,5, large de un demi-millimètre, parallèle à la série d'ouvertures branchiales internes. La fin des groupes un peu postérieure que la fin des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

Les dents pharyngiennes coniques, courbées, pointues.

Les ouvertures entre les différents arcs sont petites, situées à peu de distance de la fin des cératobranchiaux.

L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs environ de la même longueur, celui du 5e arc un peu plus court.

Dans l'état préparé, quand l'apparat branchial est ouvert, la partie postérieure du cératobranchial 5e arc est située au-dessus du commencement du cératobr. 4e arc, le cératobr. 5e arc est visible et le groupe de dents phar. inférieures se trouve côté extérieur contre cet os.

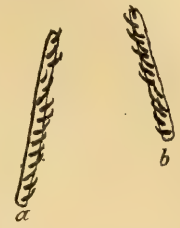


Fig. 18. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les basibr. et les hypobr. manquent; l'épibr. du 4e arc finit à peu près contre le milieu des groupes de dents phar. supérieures.

Muræna picta, Ahl. (*Gymnothorax pictus*, Blkr.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7199.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 8 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 9 millimètres, large au commencement de trois quarts de millimètre, à la fin d'un demi-millimètre, peu divergent. Les groupes d'une forme longue, ant. plus large que post., au commencement un peu éloigné. Les groupes commencent à la même hauteur que le commencement du cératobranchial du 3e arc et la fin des groupes est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 3e et le 4e arc branchial.

Fig. 19. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 7 millimètres, large au commencement de trois quarts de millimètre, à la fin d'un demi-millimètre, parallèle aux trois premières ouvertures branchiales internes. Les groupes finissent une même

distance avant la fin des groupes de dents phar. inf. qu'ils commencent après le commencement des groupes de dents pharyngiennes inférieures.

Les dents phar. bien développées, coniques, courbées, pointues, au commencement des groupes notamment plus grandes qu'aux fins.

Les ouvertures entre les différents arcs sont petites, situées à peu de distance de la fin des cératobranchiaux, la dernière ouverture est très petite.

L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Les cératobranchiaux des 2e et 3e arcs de la même longueur, un bon bout plus long que celui du 1er arc. Le cératobr. du 4e arc de la même longueur que celui du premier arc. Le cératobranchial du 5e arc un peu plus long que celui du 1er arc.

Les basibr. et les hypobr. manquent; l'épibr. du 4e arc est plus long que le cératobr. 4e arc et il est courbé, il finit au milieu des groupes de dents phar. supérieures.

Muræna flavomarginata, Rüpp (*Gymnothorax flavomarginatus*, Blkr.)

Archipel Indien. Coll. Bleeker, n° 7202.

Pas d'appendices aux arcs branchiaux. C. b. 1er arc 10 millimètres.

Gr. d. ph. i., une paire, long de 10mm,5, large de trois quarts de millimètre. Les groupes d'une forme longue. Ils commencent à la même hauteur que le commencement du cératobr. du 3e arc et la fin des groupes est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 3e et le 4e arc branchial.

Gr. d. ph. s., une paire, long de 6mm,5, large d'un demi-millimètre, parallèle aux trois premières ouvertures branchiales internes. Les groupes finissent presque à la même hauteur que les groupes de dents phar. inf., ils commencent au tiers de la hauteur des groupes de dents phar. inf.

Les dents pharyngiennes coniques, courbées, pointues, au commencement des groupes plus grandes qu'à la fin.

Les ouvertures entre les différents arcs sont petites, situées à peu de distance de la fin des cératobranchiaux. La dernière ouverture est très petite.

L'os du 5e arc de la même longueur que son groupe de dents pharyngiennes inférieures.

Le cératobranchial du 2e arc est un peu plus long que le cératobr. du 1er arc, celui du 3e arc est encore un peu plus long, mais celui du 4e arc a la même longueur que le cératobranchial du 1er arc et celui du 5e arc est de nouveau un peu plus long.

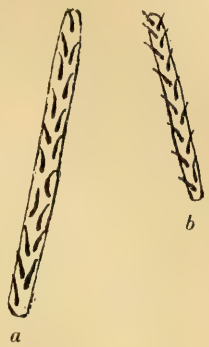


Fig. 20. — *a*, groupe de dents pharyngiennes inférieures ; *b*, groupe de dents pharyngiennes supérieures.

Les basibr. et les hypobr. manquent; l'épibr. du 4e arc a environ la même longueur que le cératobr. 4e arc, il finit au milieu des groupes de dents pharyngiennes supérieures.

Qualités du caractère de l'arc branchial dans la famille des « *Murænidæ* ».

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

1. Pas d'appendices aux arcs branchiaux ou seulement un appendice aux hypobranchiaux du 1er et du 2e arc ; une paire de groupes de dents pharyngiennes supérieures; les dents pharyngiennes coniques, Fam. *Murænidæ*, 2.

2. Les ouvertures branchiales intérieures sont larges. Subfam., *Murænidæ platyschistæ*, 3.

Les ouvertures branchiales intérieures sont étroites. Subfam., *Murænidæ engyschistæ*, 13.

CARACTÈRES SPÉCIAUX

3. Pas d'appendices aux arcs branchiaux, 4.

Seulement un appendice aux hypobranchiaux du 1er et 2e du arc, 10.

4. Les groupes de dents pharyngiennes inférieures au commencement pointus, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondis; les groupes de dents pharyngiennes supérieures ovales, 5.

Les groupes de dents pharyngiennes inférieures au commencement pointus, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondis; les groupes de dents pharyngiennes supérieures au commencement arrondis, à la fin pointus, *Congromuræna anago*.

Les groupes de dents pharyngiennes inférieures et supérieures ovales, *Ophichthys boro*.

Les groupes de dents pharyngiennes inférieures et supérieures au commencement plus étroits qu'à la fin, *Ophichthys colubrinus*.

Les groupes de dents pharyngiennes inférieures d'une forme longue, partout de la même largeur; les groupes de dents pharyngiennes supérieures au commencement pointus, s'élargissant vers la fin, à la fin arrondis, *Liuranus semicinctus*.

5. Les groupes de dents pharyngiennes inférieures plus courts que le cératobranchial du 1er arc; le cératobranchial du 4e arc pas plus long que le cératobranchial du 1er arc, *Anguilla*, 6.

Les groupes de dents pharyngiennes inférieures plus longs que le cératobranchial du 1er arc; le cératobranchial du 4e arc plus long que le cératobranchial du 1er arc, *Moringua*, 8.

6. Les groupes de dents pharyngiennes inférieures de la même longueur que le cératobranchial du 1er arc. Le cératobranchial du 4e arc plus long que le cératobranchial du 1er arc, 9.

L'os du 5e arc plus long que son groupe de dents pharyngiennes inférieures, 7.

L'os du 5e arc plus court que son groupe de dents phar. inf. Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs environ de la même longueur, celui du 5e arc plus court. L'ouverture entre les 4e et 5e arcs commence avant la moitié des groupes de dents phar. inférieures, *Anguilla sidat.*

7. Les cératobranchiaux des quatre premiers arcs de la même longueur, celui du 5e arc plus court. L'ouverture entre le 4e et le 5e arc commence après la moitié des groupes de dents phar. inférieures, *Anguilla vulgaris.*

Les cératobranchiaux des cinq arcs environ de la même longueur, la base de ces os est élargie. L'ouverture entre le 4e et le 5e arc commence environ la moitié des groupes de dents phar. inférieures, *Anguilla mauritiana.*

8. Les cératobranchiaux deviennent successivement plus longs sur les arcs suivants, les épibranchiaux sont partiellement libres, *Moringua raitaborua.*

Les cératobranchiaux des trois premiers arcs sont de la même longueur, celui du 4e arc est plus long, les épibranchiaux ne sont pas libres, *Moringua abbreviata.*

9. Les groupes de dents phar. inf. pas divergents, deux fois et deux tiers plus long que large. Le cératobranchial du 4e arc beaucoup plus long que celui du 1er arc, *Muræ-nichthys gymnopterus.*

Les groupes de dents phar. inf. divergents, quatre fois plus long que large. Le cératobranchial du 4e arc un peu plus long que celui du 1er arc. *Ophichthys polyophthalmus.*

10. Les groupes de dents pharyngiennes supérieures d'une forme de poire, *Conger*, 11.

Les groupes de dents phar. supérieures d'une forme de la moitié longue d'une ovale, *Muræsox*, 12.

11. Les groupes de dents phar. inf. après la moitié antérieure se rétrécissant, les groupes très divergents; les groupes de dents phar. sup. avec deux entailles, le céra-

tobranchial du 4e arc élargi vers la fin, *Conger marginatus.*

Les groupes de dents phar. inf. peu divergents, les groupes de dents phar. sup. sans entailles, le cératobranchial du 4e arc pas notamment élargi, *Conger vulgaris.*

12. L'os du 5e arc a la même longueur que son groupe de dents phar. inférieures, *Muræ̃nesox talabon.*

L'os du 5e arc est plus court que son groupe de dents pharyngiennes inférieures, *Muræ̃nesox cinereus.*

13. Le commencement des groupes de dents phar. inf. est postérieur au commencement du cératobranchial du 3e arc et la fin des groupes de dents phar. inf. est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 2e et le 3e arc branchial. Les groupes de dents phar. inf. plus courts que le cératobranchial du 1er arc, 14.

Le commencement des groupes de dents phar. inf. est à la même hauteur que le commencement du cératobranchial du 3e arc et la fin des groupes de dents phar. inf. est à la même hauteur que la petite ouverture entre le 3e et le 4e arc branchial. Les groupes de dents phar. inf. plus longs que le cératobranchial du 1er arc, 16.

14. Les groupes de dents phar. sup. au commencement plus près de la série d'ouvertures branchiales intérieures qu'à la fin, ainsi pas tout à fait parallèle à ces ouvertures, *Muræna fimbriata.*

Les groupes de dents phar. sup. parallèles à la série d'ouvertures branchiales intérieures, 15.

15. Les groupes de dents phar. inf. très divergents. Dans l'état préparé, quand l'apparat branchial est ouvert, la partie postérieure du cératobr. du 5e arc est située à côté du commencement du cératobr. du 4e arc, le cératobr. du 5e arc n'est pas visible, les groupes de dents phar. inférieures au-dessus de cet os, *Muræna undulata.*

Les groupes de dents phar. inf. peu divergents. Dans l'état préparé, quand l'apparat branchial est ouvert, la partie postérieure du cératobr. du 5e arc est située au-dessus du commencement du cératobr. du 4e arc, le cératobr. du

5e arc est visible, le groupe de dents phar. inf. se trouve côté extérieur contre cet os, *Muræna thyrsoidæ.*

16. Les groupes de dents phar. sup. finissent à la même distance avant la fin des groupes de dents phar. inf. qu'ils commencent après le commencement des groupes de dents phar. inf., ainsi ils correspondent avec la partie moyenne. L'épibranchial du 4e arc est plus long que le cératobranchial, *Muræna picta.*

Les groupes de dents phar. sup. finissent presque à la même hauteur que les groupes de dents phar. inf. et ils commencent au tiers de la hauteur des groupes de dents phar. inf., ainsi ils correspondent avec la partie postérieure. L'épibranchial du 4e arc a environ la même longueur que le cératobranchial, *Muræna flavomarginata.*

Comme on le voit, les arcs branchiaux décrits jusqu'ici chez les *Murænidæ*, bien qu'ils soient simples, montrent aussi des caractères par lesquels ils se distinguent les uns des autres. Le tableau dichotomique, qui suit les descriptions, est fait pour donner un aperçu de ces différents caractères distinctifs, pour mieux les faire ressortir, ainsi que pour faciliter la détermination. Leur étude a apporté de nouveau (1) un appui à l'hypothèse de la valeur systématique des arcs branchiaux des Poissons, et a montré combien il y a d'intérêt à continuer de faire un examen comparatif de ces parties, à tâcher de découvrir les circonstances qui influencent leurs caractères et à chercher les rapports biologiques de ces caractères.

Pour se former une opinion dans ces dernières questions, il est nécessaire de rassembler d'abord des observations autant que possible.

Dans la vingtaine d'arcs étudiés dans ce travail, on peut observer que la forme générale des groupes de dents pha-

(1) Un premier travail sur ce sujet a été publié dans les *Annales des Sciences naturelles, Zoologie*, 1891, p. 139 : « Les appendices des arcs branchiaux des poissons ».

ryngiennes peut être constante dans un même genre, par exemple dans le genre *Anguilla*; ou peut varier d'une espèce à l'autre, par exemple dans le genre *Ophichthys*. On peut remarquer que la longueur de l'os du 5e arc peut être constante par rapport à la longueur des groupes de dents pharyngiennes inférieures, par exemple dans le genre *Muræna*, ou varier comme dans le genre *Anguilla*.

A cause du petit nombre des arcs étudiés, je ne veux pas maintenant tirer plus de conclusions de mes observations, il vaut mieux attendre pour cela que l'examen d'un grand nombre d'arcs permette des vues plus générales et des considérations plus étendues.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

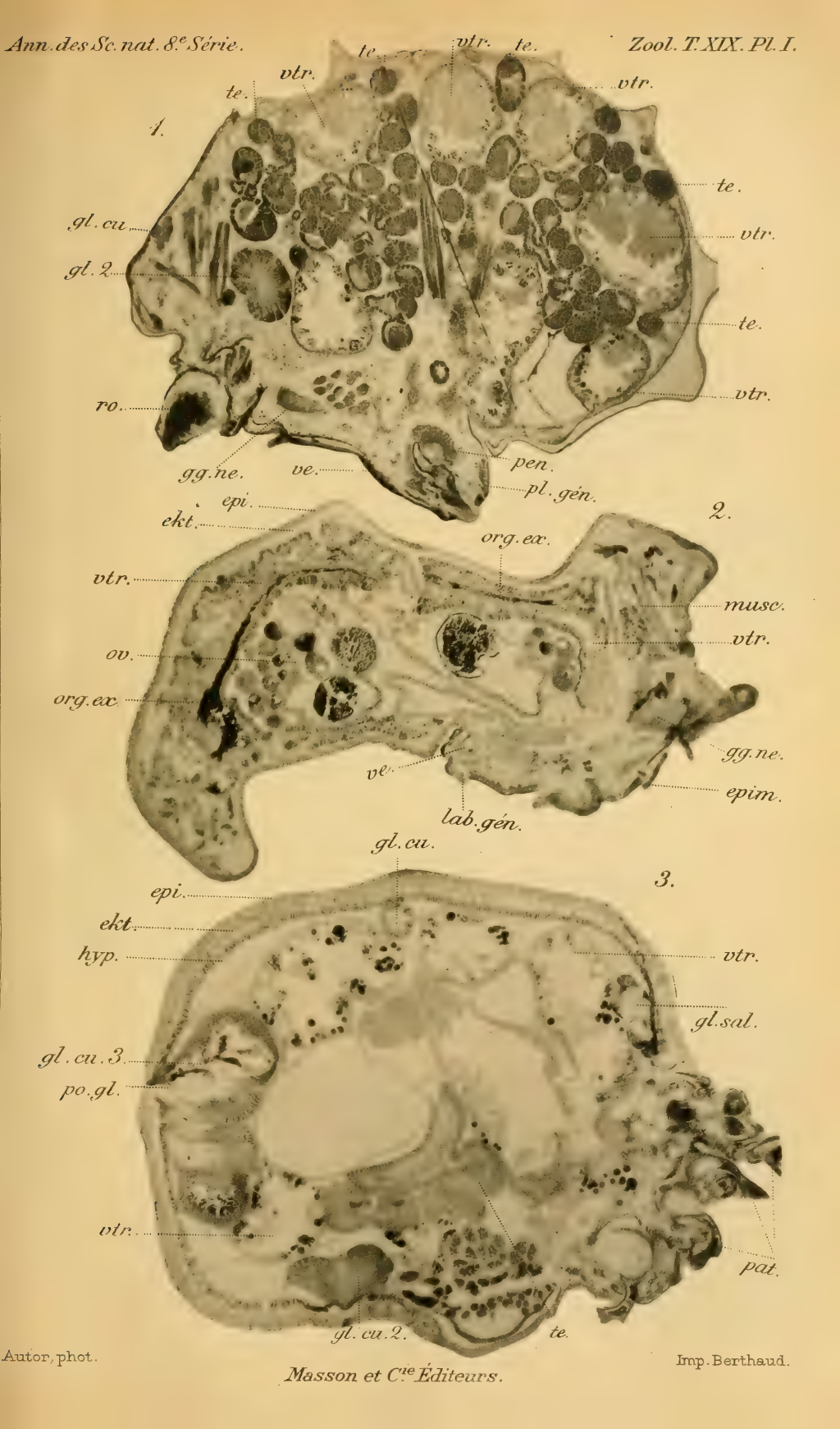
Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques, par Sig Thor 1
Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés, par Francis Marceau 191
Les arcs branchiaux de quelques Murænidæ, par Dr Canna M.-L. Popta. 367

TABLE DES PLANCHES

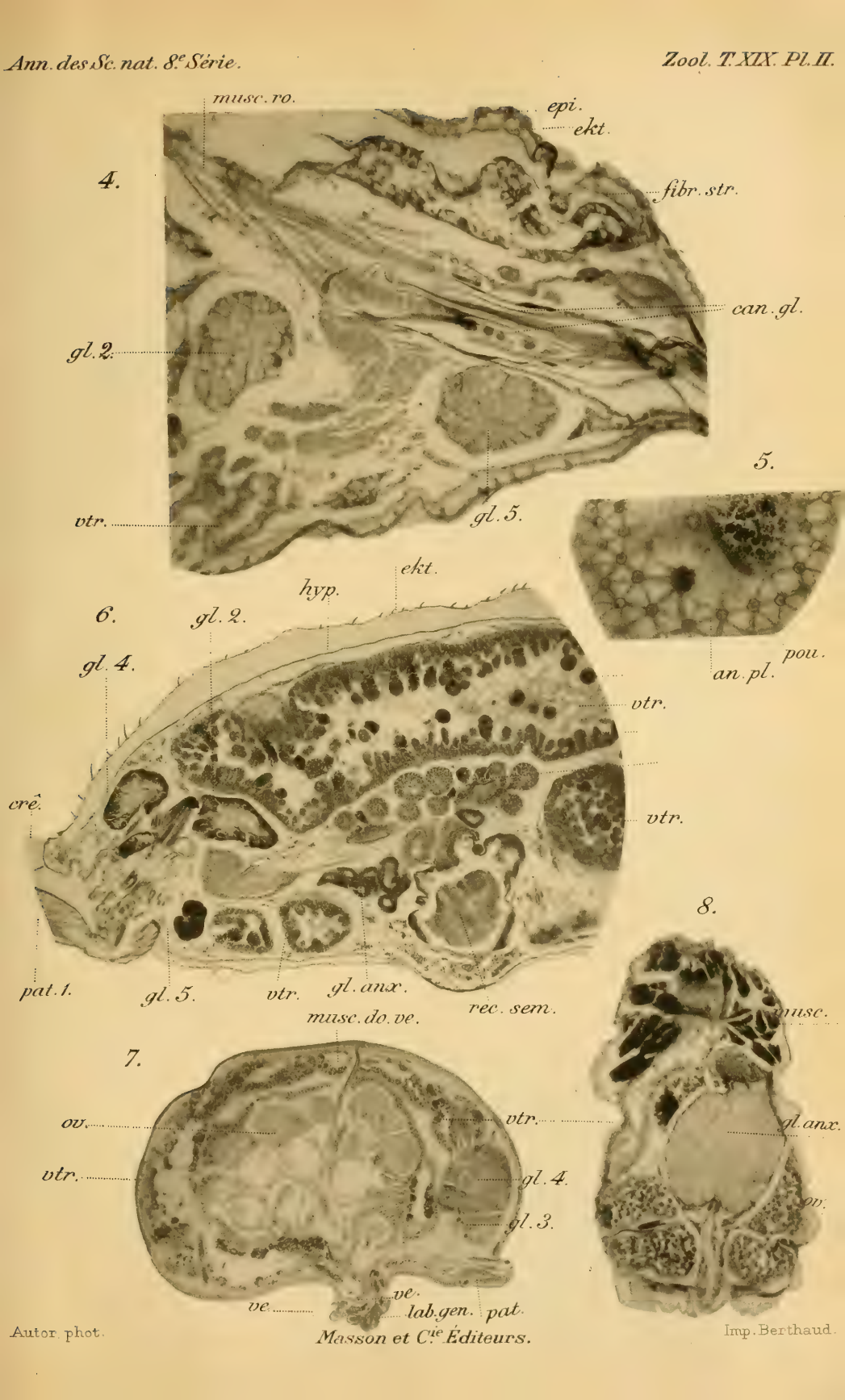
CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à IX. — Anatomie des Acariens prostigmatiques.
Planches X à XIX. — Fibres cardiaques dans la série des Vertébrés.

1402-95. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

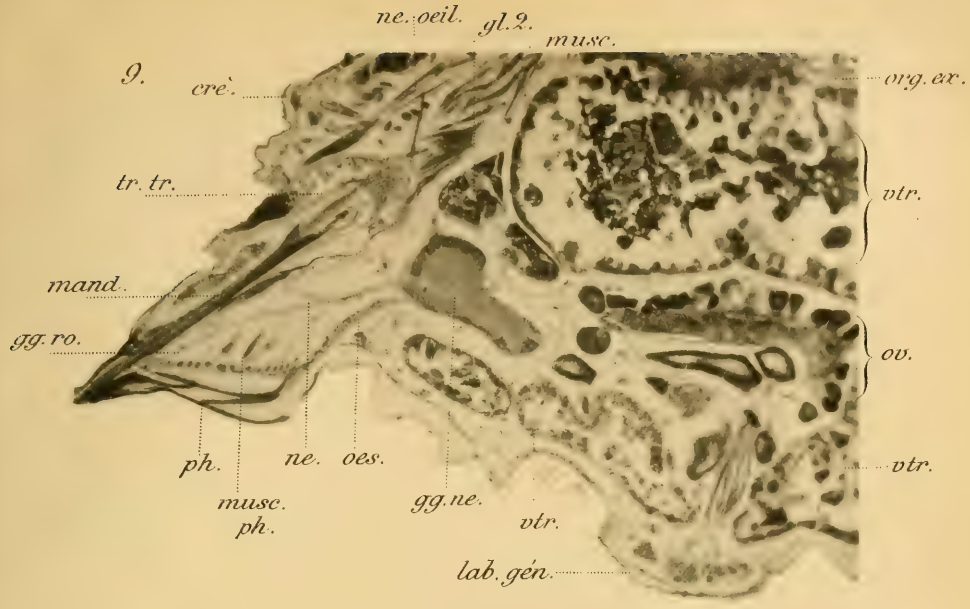


Autor, phot. Imp. Berthaud.
Masson et Cie Éditeurs.



Autor phot. Masson et Cie Éditeurs. Imp. Berthaud.

9.


ne. oeil.
gl. 2.
musc.
cré.
org. ex.
tr. tr.
vtr.
mand.
gg. ro.
ov.
ph.
ne.
oes.
vtr.
musc. ph.
gg. ne.
vtr.
lab. gén.

10.

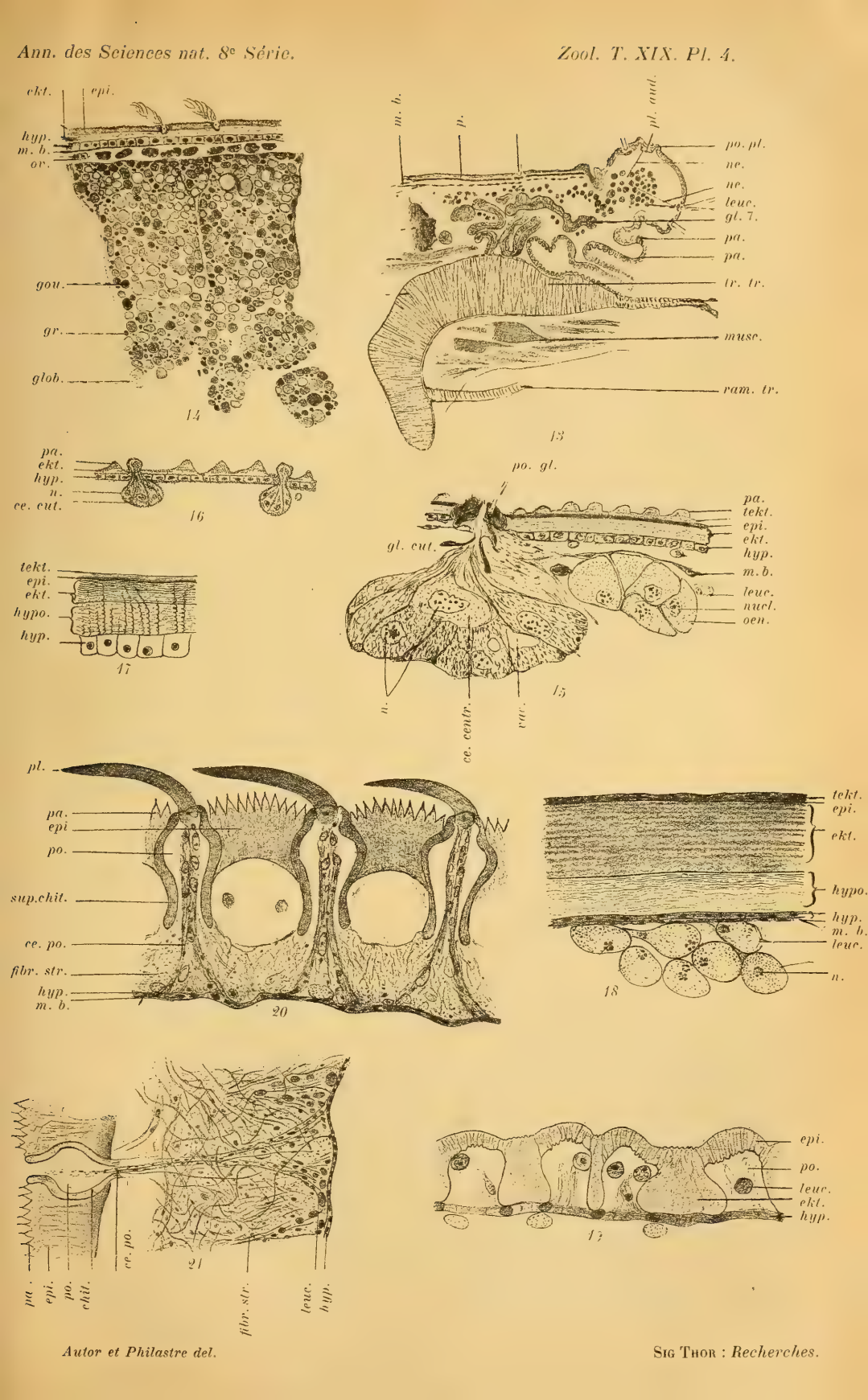
org. ex.
gl. 7.
cré.
tr. tr.
ro.
vtr.
te.
gl. ro.
gl. 5.
gl. anx.
pen.

12.

lab. gén.
ov.
gl. 7.
gg. ne.
gl. 5.
ro.

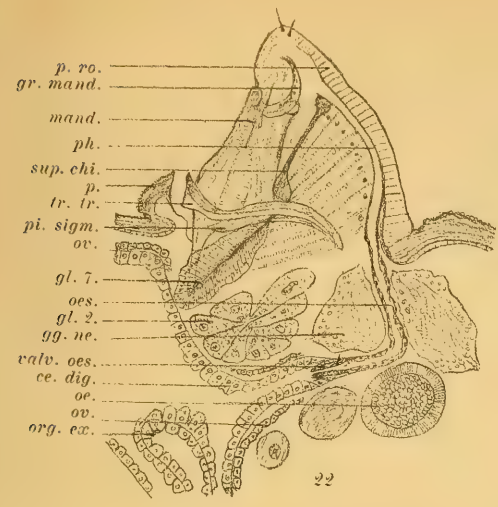
11.

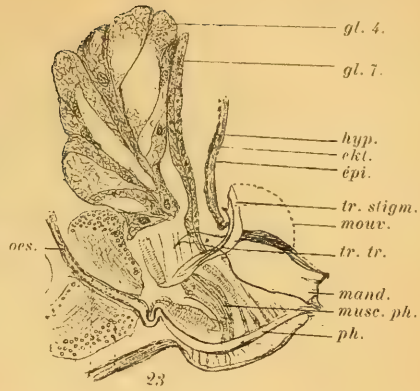
vtr.
musc. do. ve.
cré.
mand.
ro.
vtr.
gg. ne.
ov.
gl. anx.
org. ex.

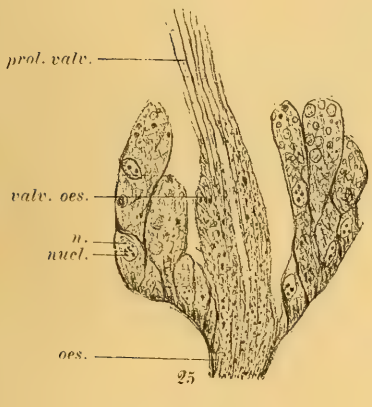


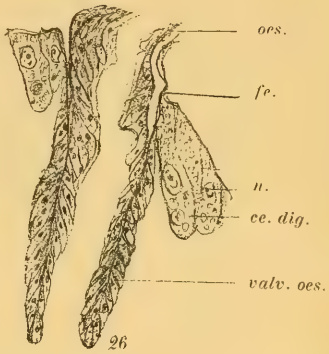
Autor et Philastre del.

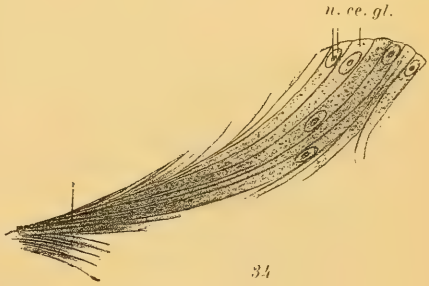
Sig Thor : *Recherches.*

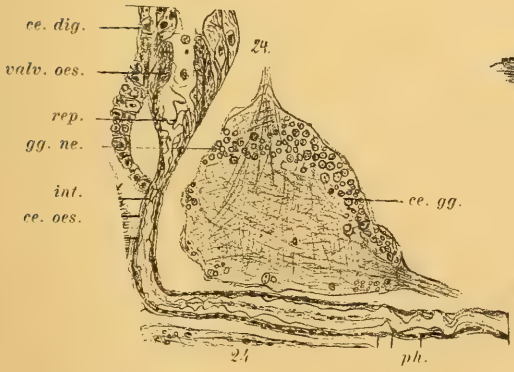


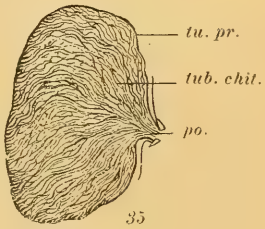








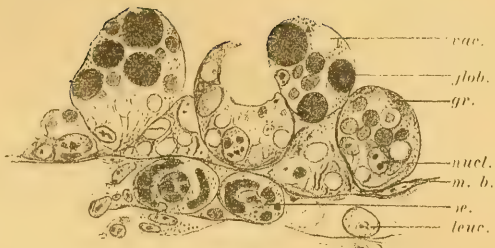




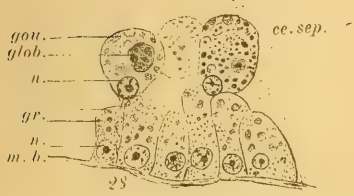
Aut. et Nicolet del.

SIG THOR : *Recherches.*

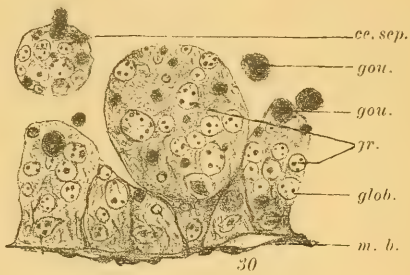
27



29



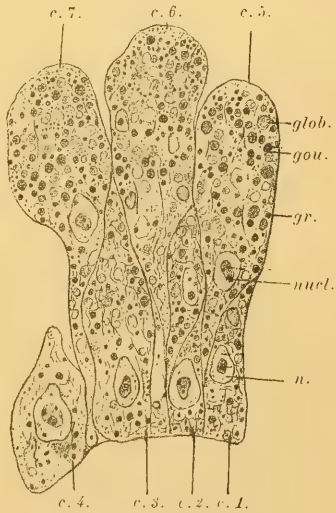
28



30

31

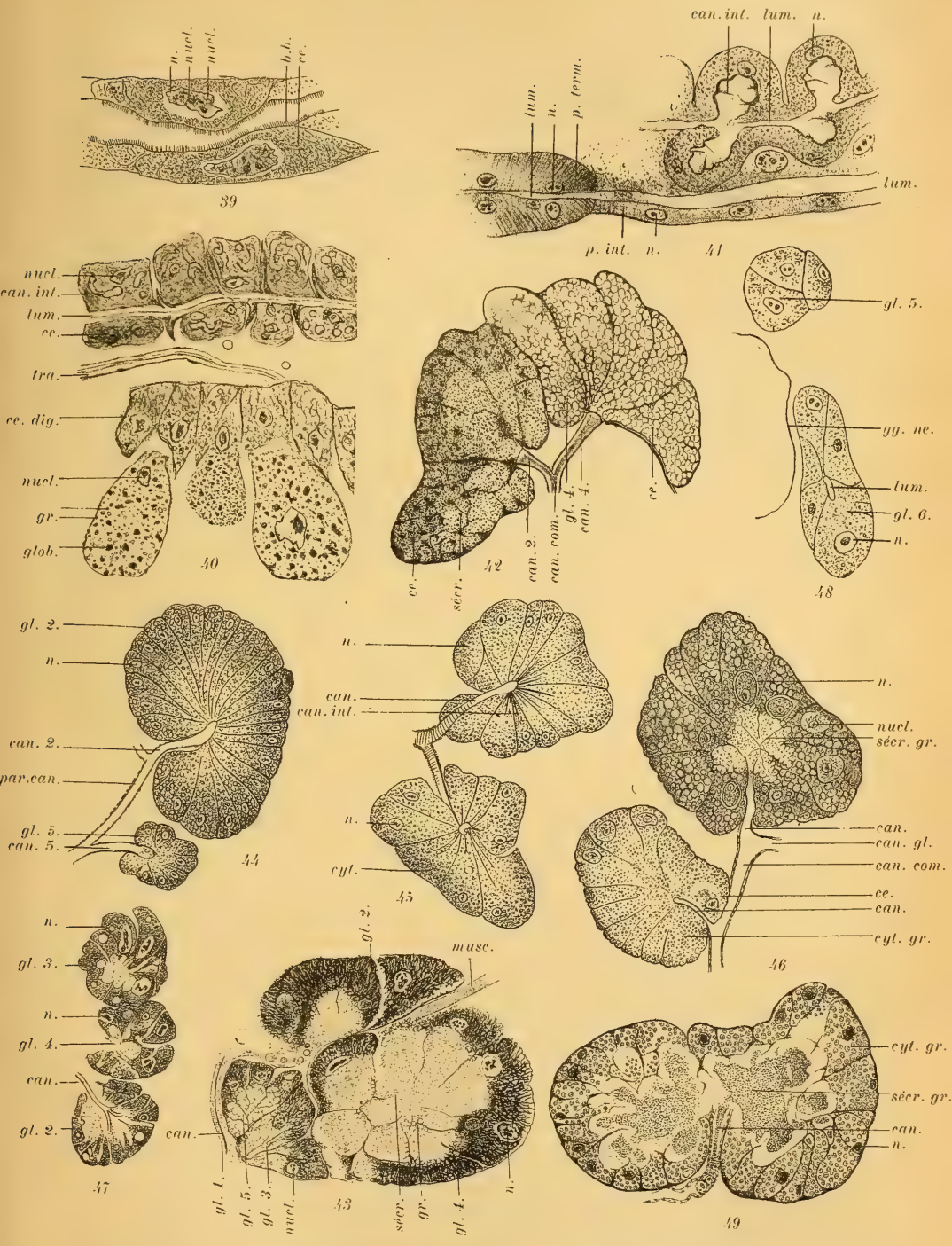
33



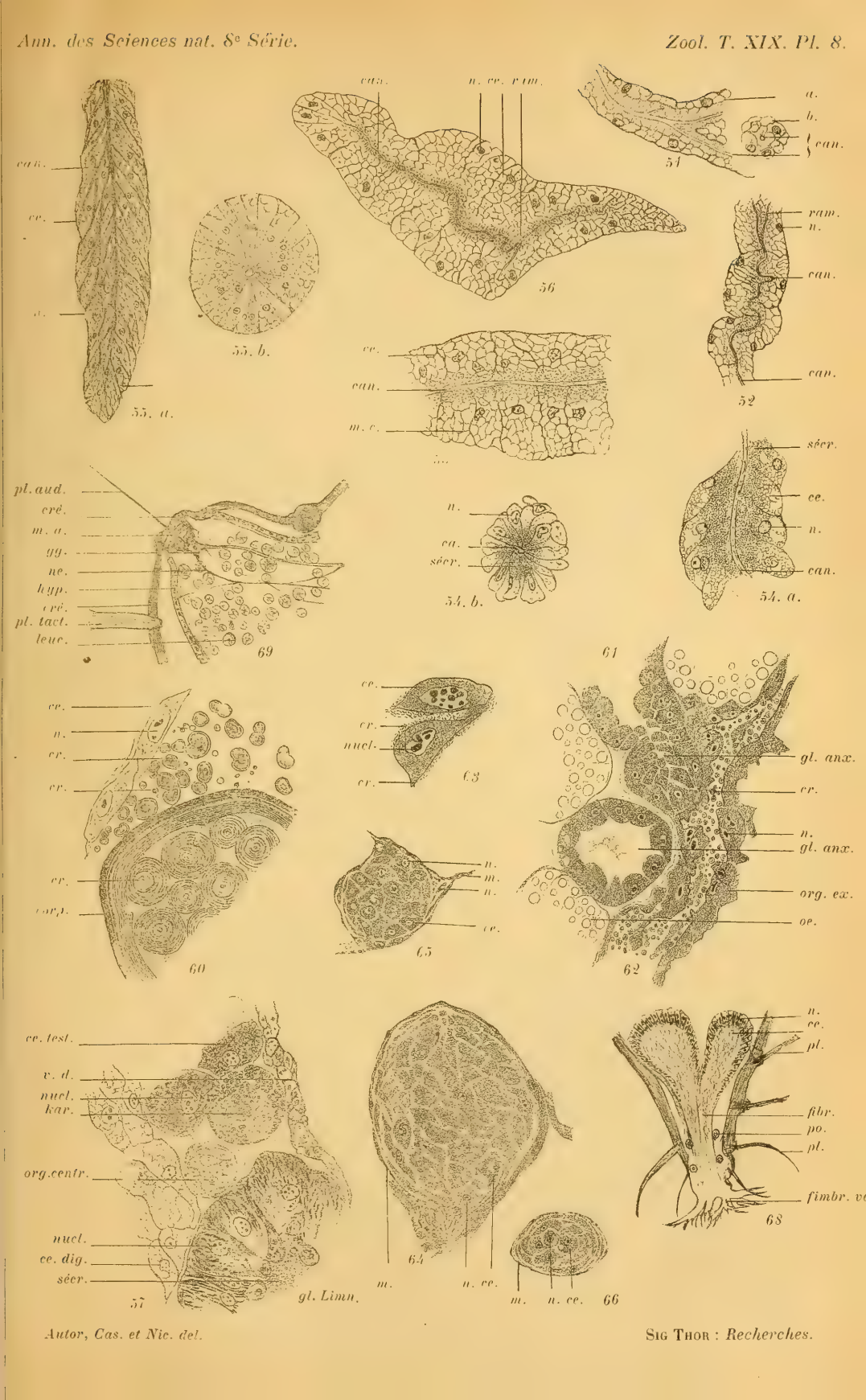
32

Autor et Philastre del.

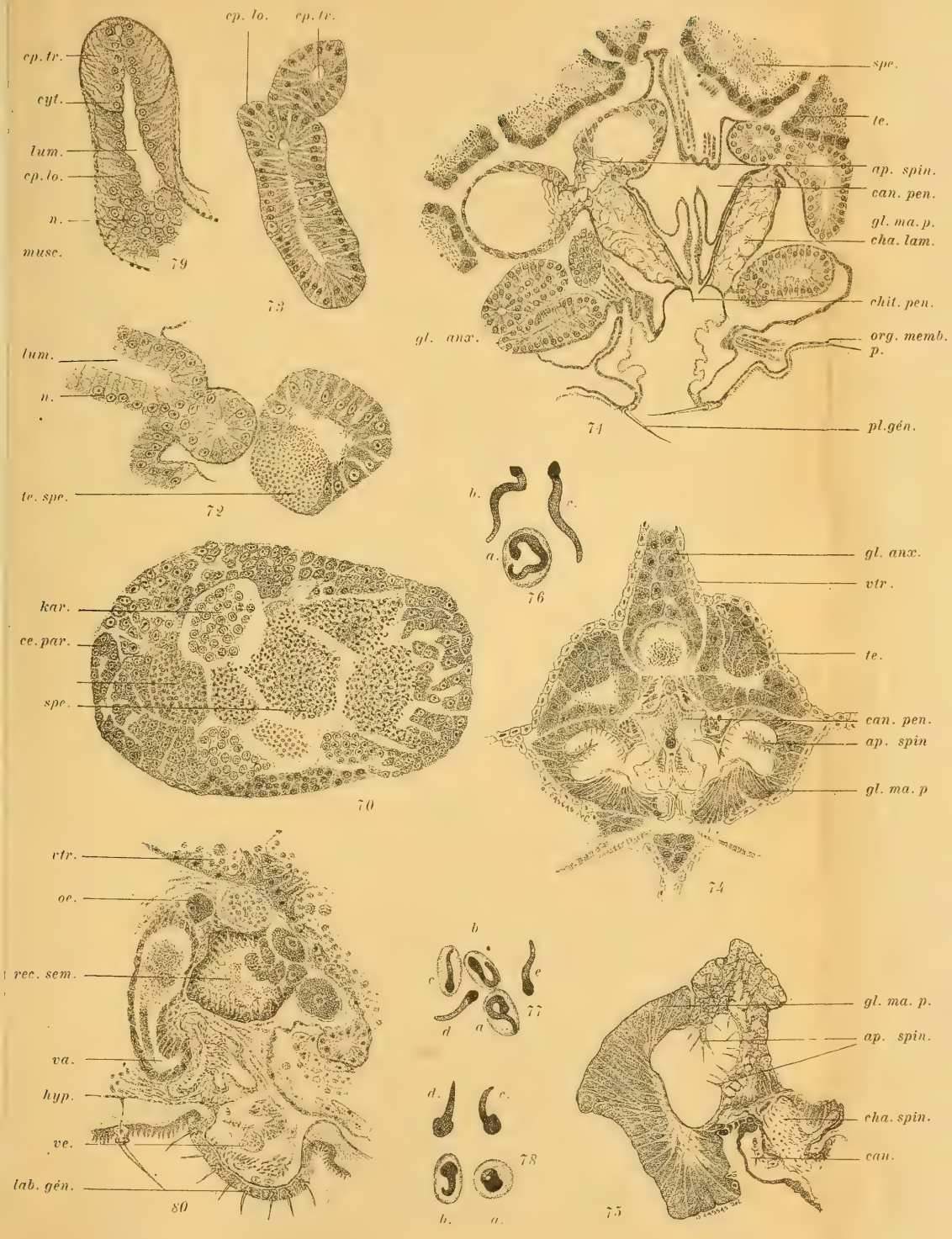
SIG THOR : *Recherches.*



Autor et Nic. del. SIG THOR : *Recherches.*

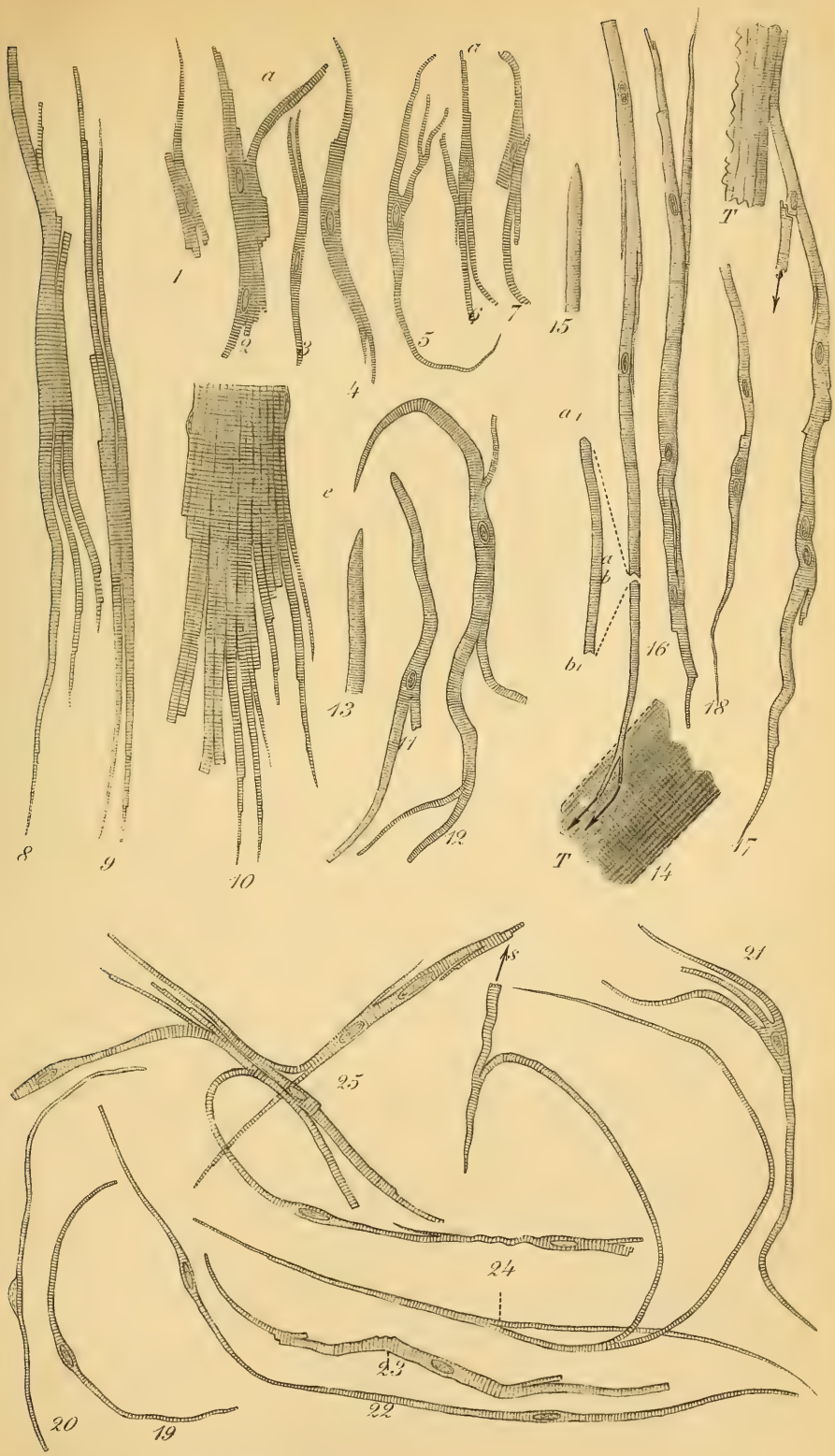


Autor, Cas. et Nic. del. SIG THOR : *Recherches.*



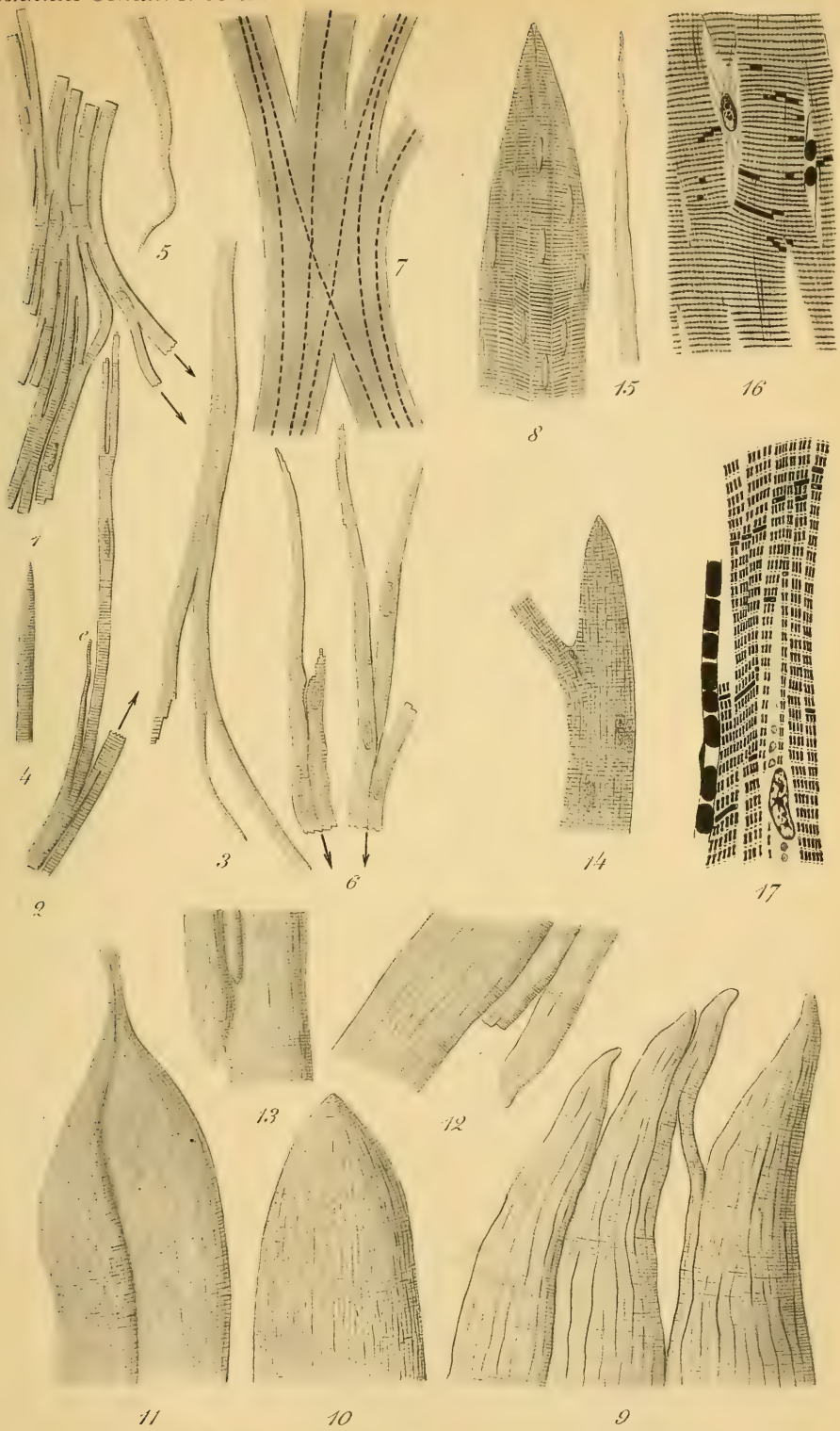
Autor et Cassas del.

Sig Thor : *Recherches.*



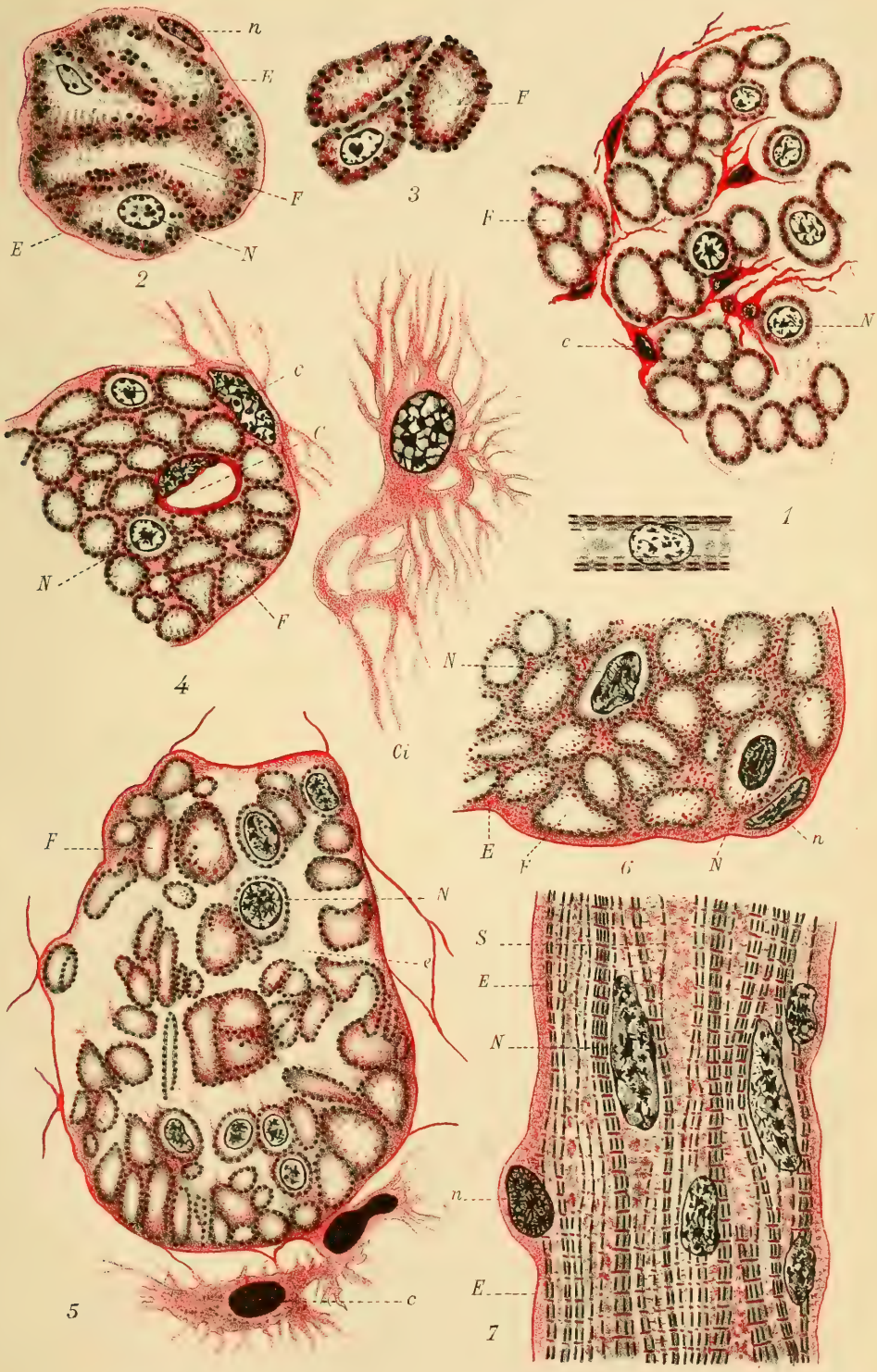
Fragments isolés de travées musculaires du cœur des Vertébrés inférieurs.
(Prétendues cellules musculaires cardiaques des auteurs).

F. Marceau del. *Masson et Cie Éditeurs.*



Fragments isolés de travées musculaires du cœur des Vertébrés inférieurs (Fig. 1 à 6). Extrémités naturelles de ces travées (Fig. 9 à 14). — Disposition irrégulière des bandes transversales scalariformes striées chez les Vertébrés supérieurs (Fig. 16 et 17).

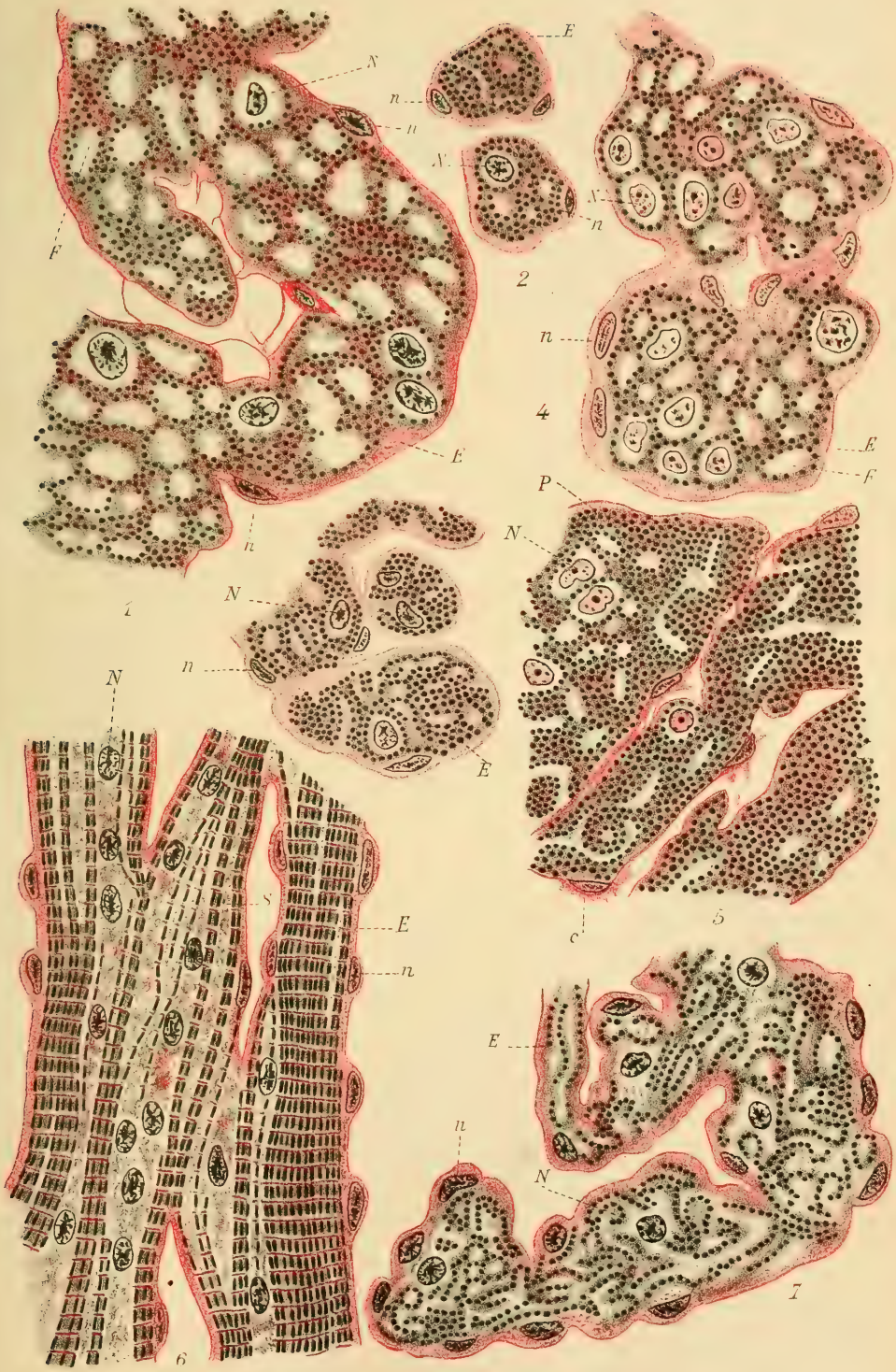
F. Marceau del. *Masson et C.ie Éditeurs.*



F. Marceau, del. Masson et Cie, Editeurs Nicolet, lith.

Structure du cœur des Cyclostomes (Fig. 1, 2 et 3) et des Sélaciens (Fig. 4, 5, 6 et 7)

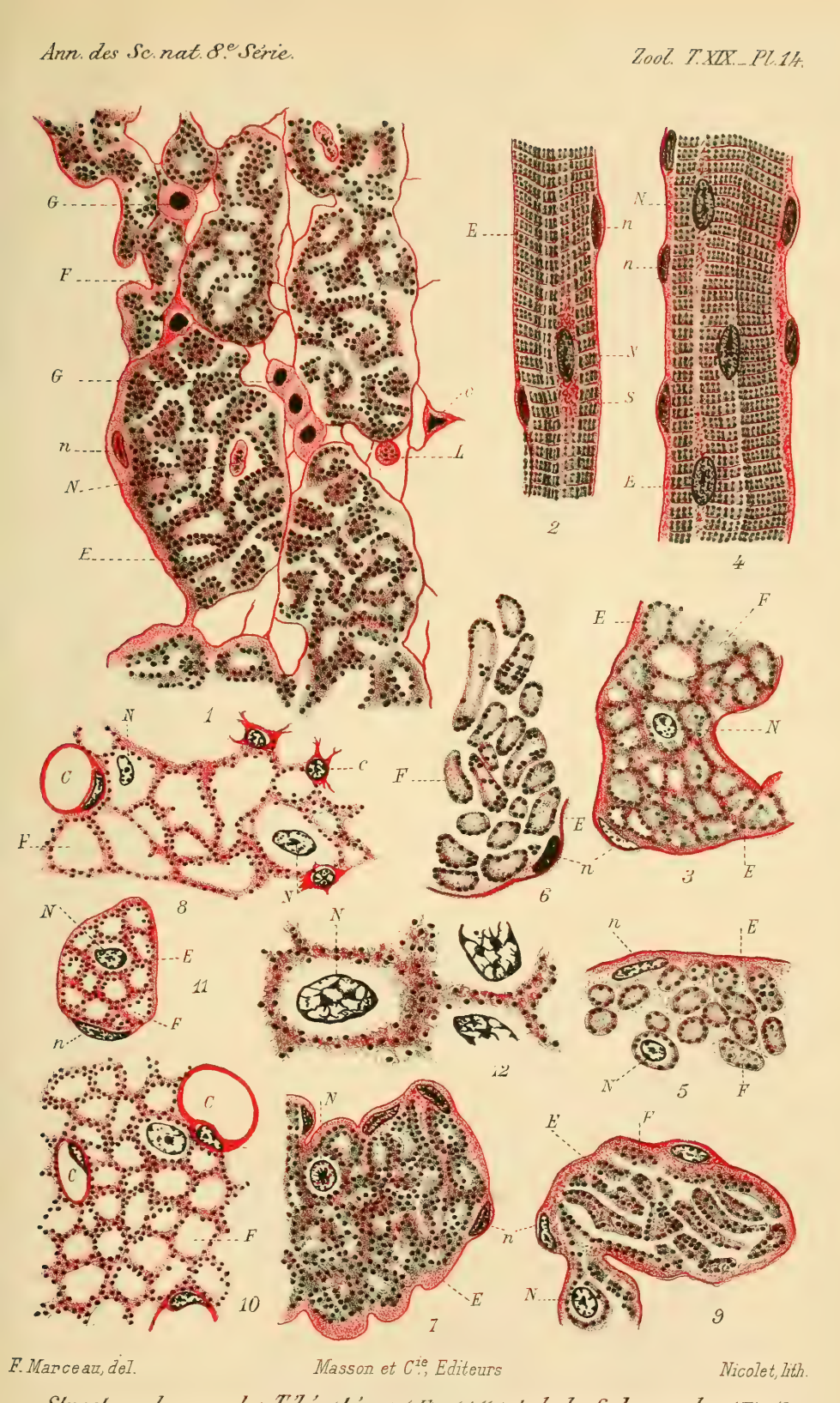
Imp. d'Art, A. Clot, Paris



F. Marceau, del. Masson et Cie, Editeurs Nicolet, lith.

Structure du cœur des Téléostéens.

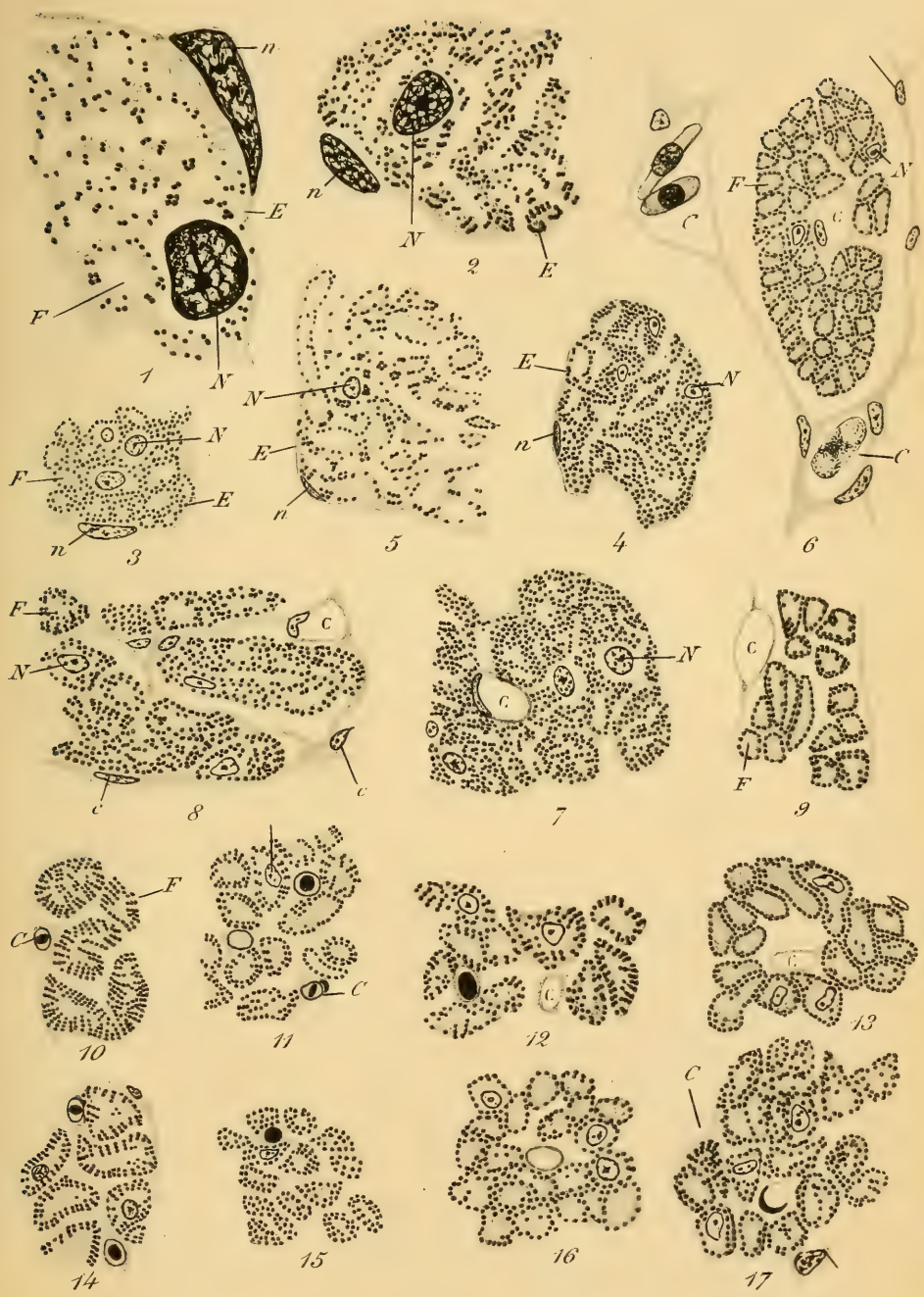
Imp. d'Art, A. Clot, Paris.



F. Marceau, del. Masson et C.ie, Editeurs Nicolet, lith.

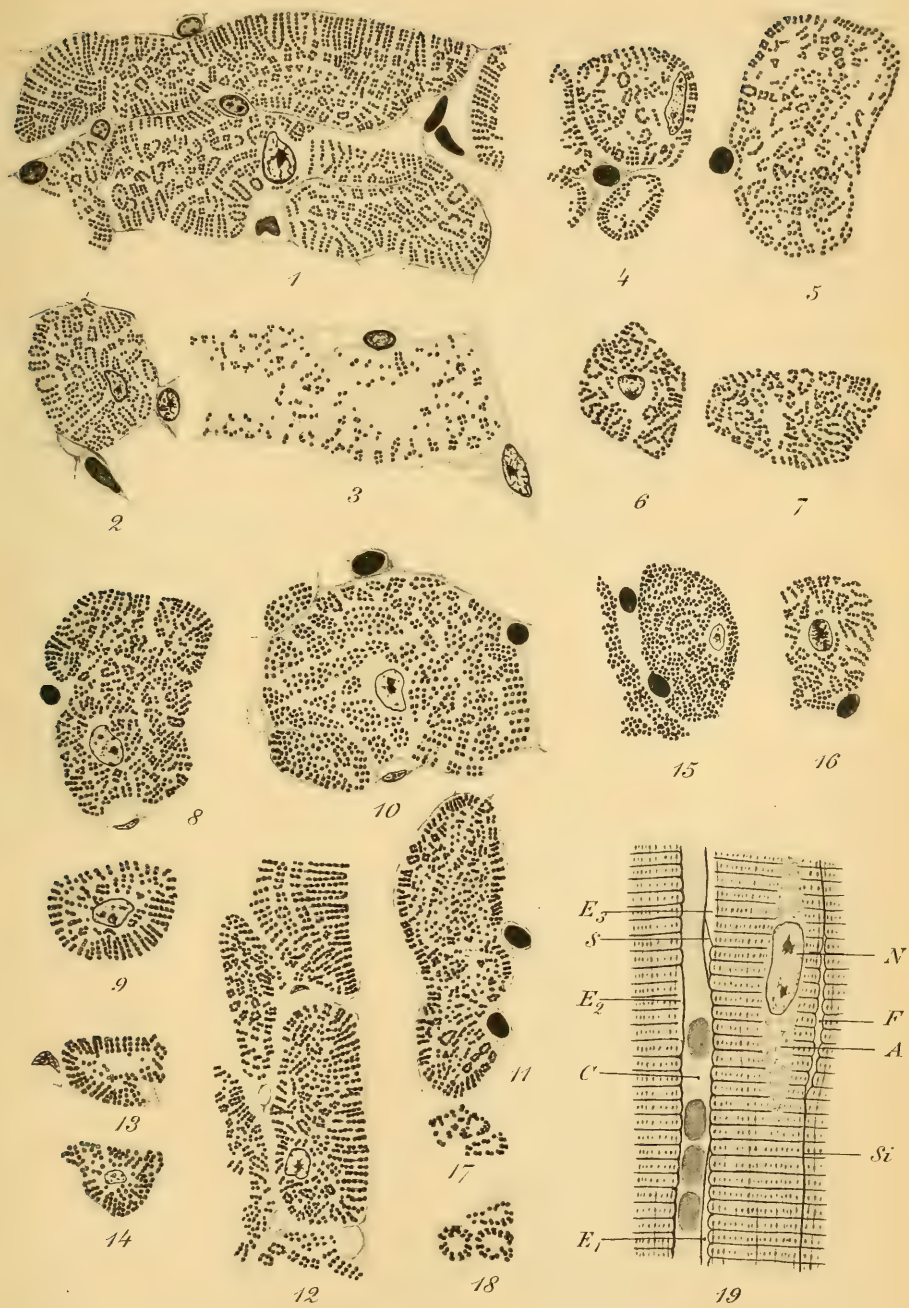
Structure du cœur des Téléostéens (Fig. 1 à 11.) et de la Salamandre (Fig. 12)

Imp. d'Art, A. Clot, Paris.



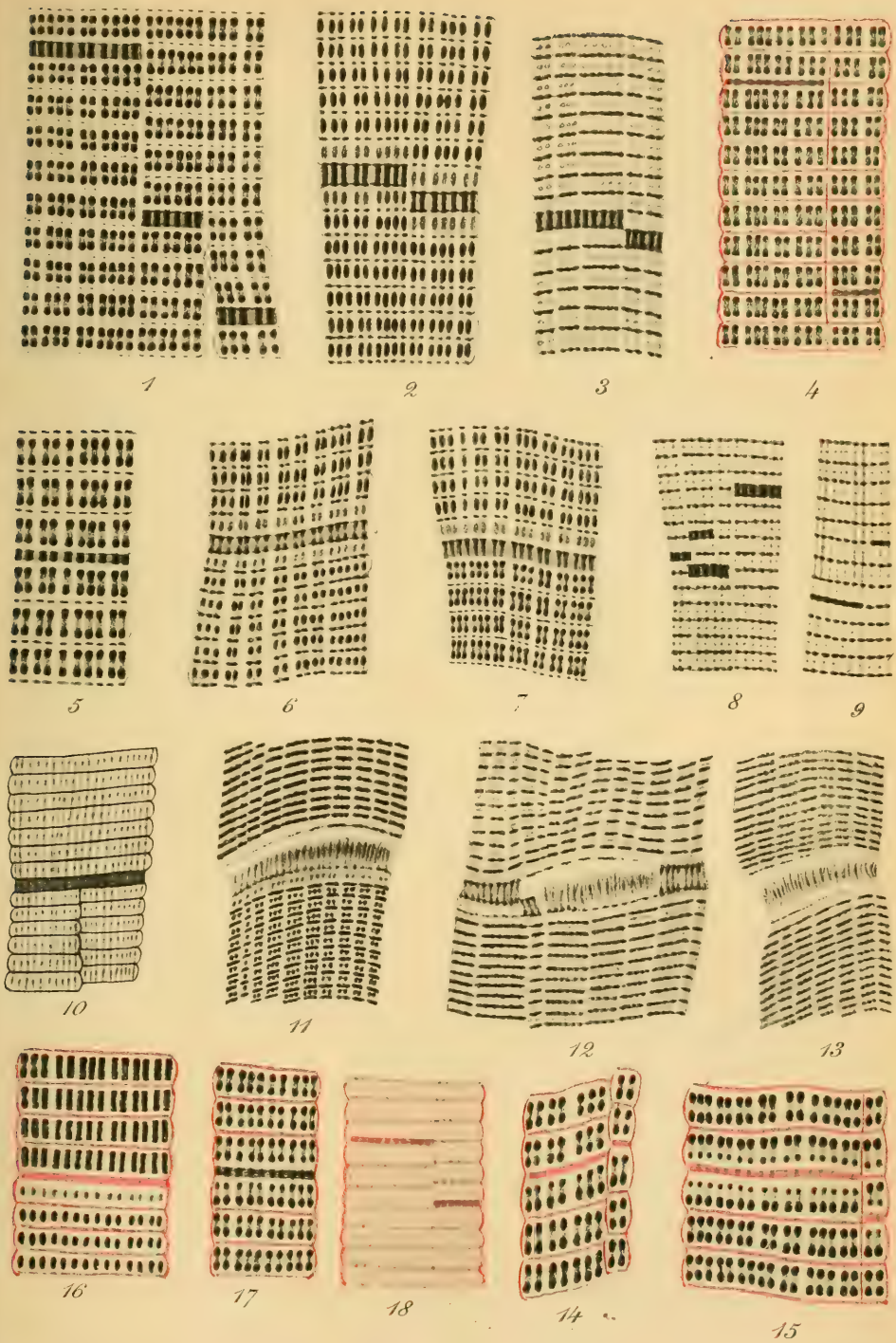
Masson et C.ie Éditeurs.

F. Marceau del.



F. Marceau del.

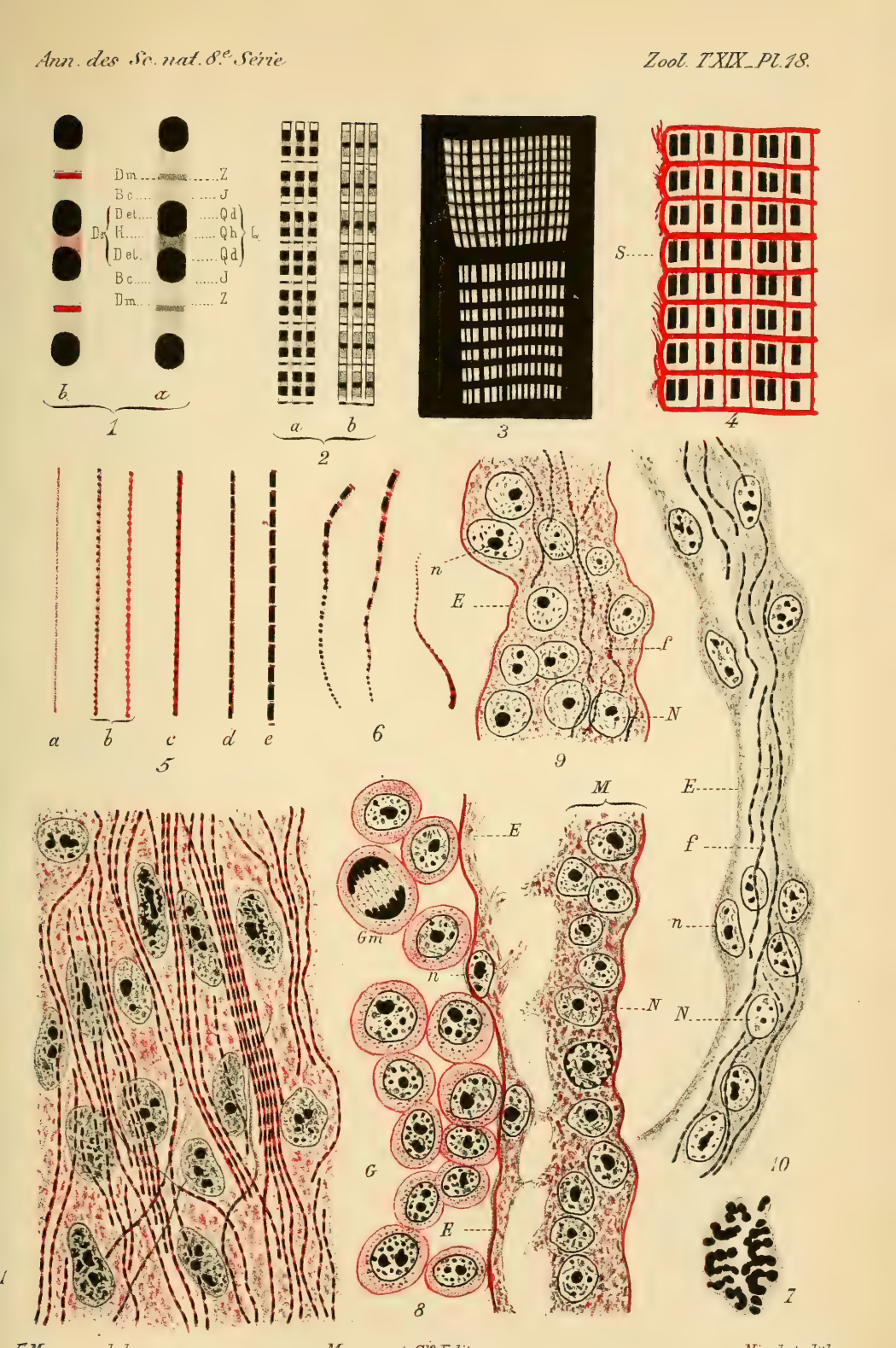
Masson et Cie, Éditeurs.



Bandes transversales scalariformes striées des Mammifères et des Oiseaux

Masson et Cie Éditeurs.

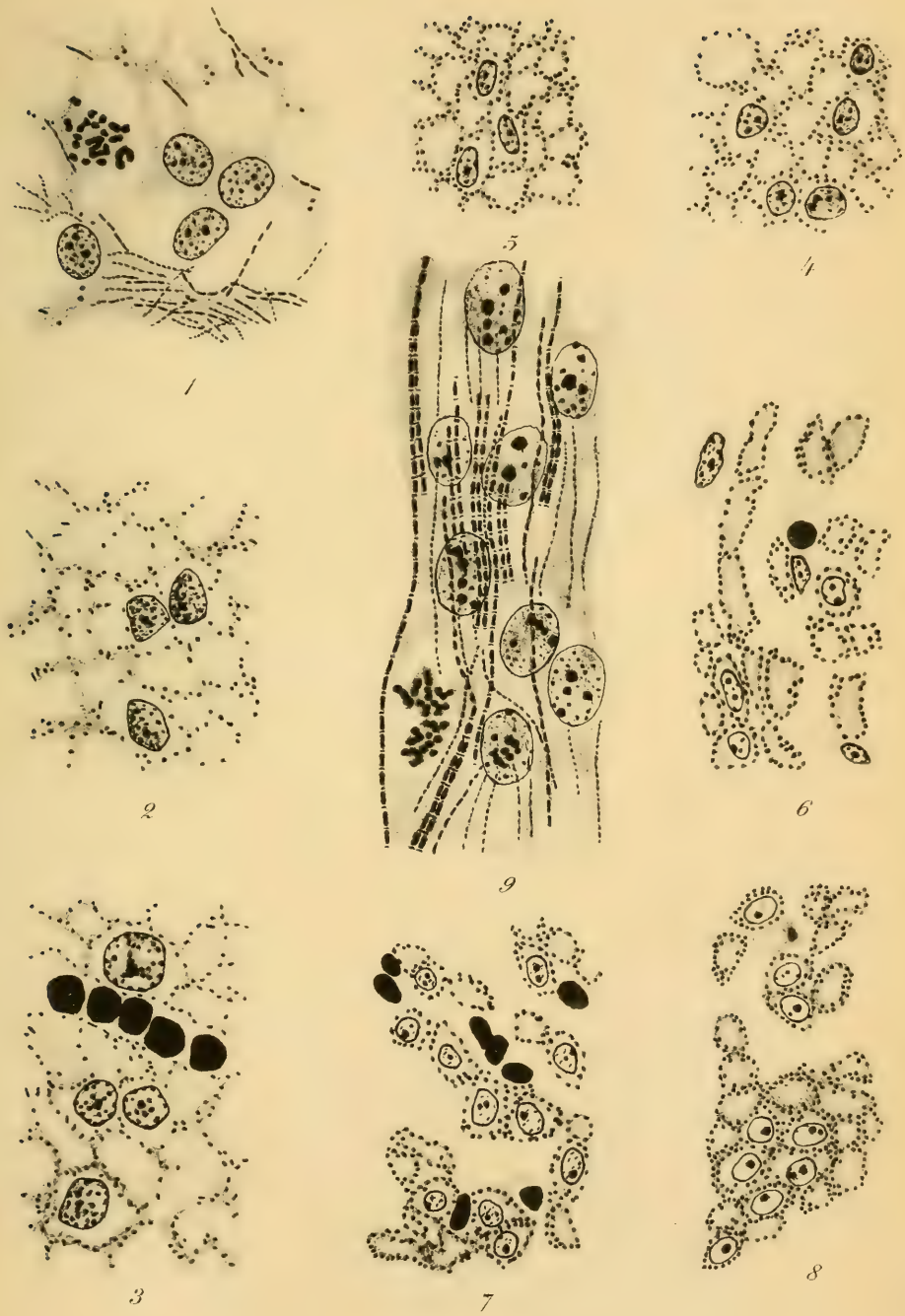
T. Marceau del.



F. Marceau, del. Masson et C.ie, Editeurs. Nicolet, lith.

Structure et développement des fibrilles striées (Fig. 1, 2, 5 et 6.)
Premières phases du développement du cœur des Vertébrés (Fig. 7, 8, 9, 10 et 11)

Imp. d'Art, A. Clot, Paris.



F. Marceau del.

Masson et Cie, Éditeurs.

P 536

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 1131